BOTANISKA NOTISER

FÖR ÅR 1954

UTGIVNA AV
LUNDS BOTANISKA FÖRENING

REDIGERADE AV
TYCHO NORLINDH

HÄFTE 3

TIDSKRIFTEN GRUNDAD 1839

DISTRIBUTÖR:
C. W. K. GLEERUP, FÖRLAG, LUND

Botaniska Notiser utkommer i fyra häften årligen. Tidskriften erhålles mot erläggande av medlemsavgift i Lunds Botaniska Förening (18 kronor; för studerande 12 kronor, ständig medlemsavgift 250 kr.). Medlemsavgiften insättes på **Postgirokonto 8 35 22.** Bokhandelspris 20 kr.

Manuskript insändas till *Botaniska Notisers redaktion, Botaniska Museet, Lund.* Korrespondens angående tidskriftens expedition ställes till *Lunds Botaniska Förening, Sekreteraren, Box 41, Lund.*

Ett begränsat antal exemplar av följande **äldre årgångar** av Botaniska Notiser finnas till salu: 1852—54, 1856, 1871, 1873, 1875, 1878—80, 1884, 1892—99, 1903, 1907, 1909—10, 1912, 1914, 1916—17, 1921 à 15 kr.; 1922—53 à 12 kr.; bokhandelspris 15 kr.

Ett fullständigt **generalregister** till Botaniska Notiser 1839—1938, omfattande X+1108 sidor, betingar ett ordinarie pris av 15 kr. För enskilda föreningsmedlemmar gäller ett nedsatt pris av 10 kr. (+porto).

Botaniska Notiser is issued in four numbers a year. It can be obtained on remittance of the membership fee (18 Swedish kronor) from the *Botanical Society of Lund* (*Box 41, Lund, Sweden*) or be purchased at a bookseller's (20 Sw. kr.).

Manuscripts should be sent to the *Editor, Botaniska Notiser, Botanical Museum, Lund, Sweden.* All members of the Society have the advantage of publishing articles in Botaniska Notiser.

A limited number of copies of the following **old issues** of Botaniska Notiser are obtainable: 1852—54, 1856, 1871, 1873, 1875, 1878—80, 1884, 1892—99, 1903, 1907, 1909—10, 1912, 1914, 1916—17, 1921 at the price of 15 Sw. kr.; 1922—53 at 12 kr.

A complete **general index** to Botaniska Notiser 1839—1938, comprising X+1108 pages, has been published at the ordinary price of 15 Sw. kr. Members can obtain it at the reduced price of 10 Sw. kr. (+postage).

Regler och anvisningar att beakta av författare i Botaniska Notiser.

Avhandlingar böra ej överskrida 3 ark (48 sidor); är avhandlingen större, behandlar styrelsen frågan om dess införande; detta gäller även doktorsavhandlingar.

Följande regler vid **stilblandning** anbefallas:

1. Personnamn i texten (även auktorsnamn) sättas med KAPITÄLER och understrykas i manuskriptet två gånger.
2. Latinska växtnamn och sådan text som särskilt skall poängteras sättas med *kursiv stil* och understrykas i manuskriptet en gång.

Figurförklaringar och **litteraturförteckning** sammanföras i ordning på särskilda ark, bifogade manuskriptet. Figurer numreras med arabiska siffor, delfigurer betecknas med bokstäver. **Noter** böra i görligaste mån undvikas.

Botaniska Notiser 1954, Häfte 3. Lund

Studies on Bacterial Nutrition.

II. Effect of some Micronutrient Elements on Respiration and Sugar Utilisation by Three Soft Rot Bacteria.

By M. K. Tolba, D.I.C., Ph. D. (London) and S. S. Ghanem, M. Sc. (Cairo).
From the Botany Department, Faculty of Science, Cairo University, Egypt.

I. Introduction.

In a previous paper the authors (14) studied the utilisation of different sugars or mixtures of sugars by three closely related soft rot bacteria and found that they exhibited considerable differences in the utilisation of these sugars. In the present investigation the effect of some micronutrient elements on respiration and sugar utilisation by the same three soft rot bacteria is studied.

Calvery (2) classified the trace elements into the following four groups:

1. Nutritive trace elements.
2. Non-nutritive and non-toxic trace elements.
3. Non-nutritive and toxic trace elements.
4. Miscellaneous trace elements.

The first group includes those elements which have been shown to play a definite role in biological oxidation. Among these the most important are cobalt, copper, iron, zinc and manganese. Iron is important in the growth of azotobacter when both combined nitrogen and atmospheric nitrogen are used [Burk (1)], and it is undoubtedly essential or stimulative for many other microorganisms. Specific examples are studies by Reed and Rice (9), Mc Intire, Ricker and Peterson (5), Strøm (13), Pappenheimer and Johnson (8), Waring and Werkman (15), Young, Begg and Pentz (16), Norén (7) and several other investigators.

The function of the two elements copper and zinc in metabolic

processes is properly catalytic. The effect of these elements on bacterial growth and metabolic activities have been studied by FOSTER and WAKSMAN (3), NORÉN (l. c.), MULDER (6), LEWIS (4) and many others.

II. Materials and Methods.

The organisms used in this investigation were as follows:

1. *Bacterium aroideae,* Dowson, 66.
2. *Bacterium carotovorum,* Jones.
3. *Bacterium phytophthorum,* Appel.

The three cultures were kindly supplied by the Plant Bacteriological Laboratory of the Imperial College of Science and Technology, London.

Is this series of experiments a basal medium of the following constitution was prepared:

Glucose	20	grams.
Asparagin	10	grams.
KH_2PO_4	5	grams.
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	2.5	grams.
Re-distilled water to	1.000	ml.

To aliquot samples of the basal medium so obtained $FeSO_4 \cdot 7H_2O$, $CuSO_4 \cdot 5H_2O$, and $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ were added to give the following concentrations of iron, copper and zinc respectively, expressed as p.p.m., 0, 10, 20, 50 and 100. In the preparation of the above culture media asparagin, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ and micronutrient element salts were purified according to STEINBERG'S (12) method. Potassium dihydrogen phosphate was sterilised separately in view of the fact that it is easily precipitated by calcium carbonate. Glucose was dissolved separately in cold sterile distilled water to eliminate the possible decomposition of sugar during autoclaving. It was purified in the cold according to the aluminium hydroxide precipitation method given by SHU and JOHNSON (11).

The stock culture media so obtained were distributed into a series of sterile 150 ml. conical flasks at the rate of 10 ml. per flask. The media were then inoculated at the rate of 0.2 ml. per culture flask of a suspension of each of the three bacteria under test in sterile distilled water. The flasks were then incubated at 25° C for 48 hours during which respiration and sugar concentrations of the media were estimated at 24 hour intervals.

The methods used for sugar analysis were those given by SAÏD (10).

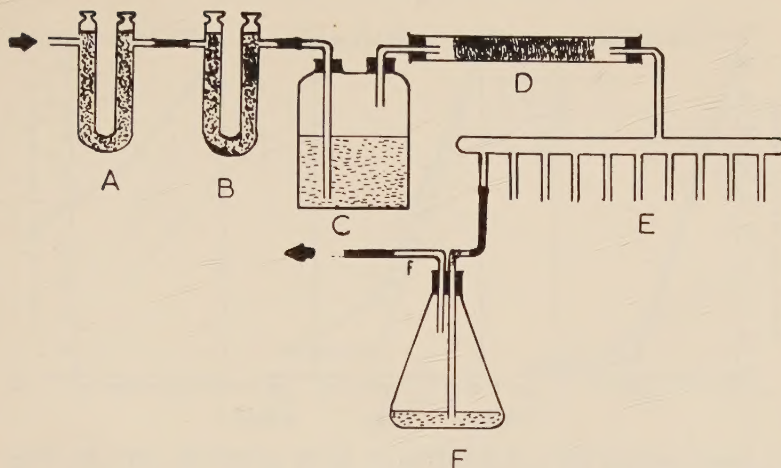


Fig. I. Apparatus used for the estimation of carbon dioxide output.

For the determination of carbon dioxide output a simple apparatus as shown in Fig. 1 was used. In any one experiment a current of air is first passed through two tubes of soda lime (A and B) to remove any carbon dioxide originally present. The current is then allowed to bubble through a tower (C) of barium hydroxide to which some drops of phenolphthalein are added. This tower serves to ensure the complete elimination of carbon dioxide from the air. The carbon dioxide-free air current is then passed through a glass tube (D) (1.5 cm. diameter and 15 cm. length) plugged with cotton, and sterilised before use. It serves as a cotton filter to ensure the sterility of the air current after passing through the Baryta solution. The carbon dioxide-free sterilised air then flows into a compound T tube (E) which subdivides it into as many divisions as there are cultural flasks (F). The air current passes through the cultural flasks for 30 minutes. When laden with carbon dioxide given off by the respiring bacteria air current passes out of the culture flask through the outlet (f) into a 250 ml. conical flask containing 50 ml. of, approximately, 0.5 N barium hydroxide.

The respiratory carbon dioxide given off by the bacteria during the experimental period is precipitated in the form of barium cabonate. The residual barium hydroxide is titrated against a standard HCl solution with phenolphthalein as an indicator. The difference between this value and that for a blank titration using the same quantity of barium hydroxide solution gives an estimation of the carbon dioxide in terms of the standard acid.

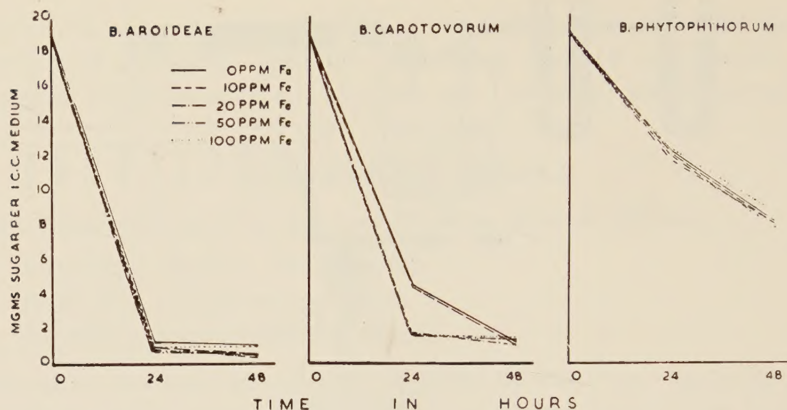


Fig. II. Sugar concentration of the different media inoculated with the three bacteria (mgms glucose per 1 ml. medium).

III. Discussion of Results.

1. *Effect of Iron on Respiration and Glucose Utilisation by B. aroideae, B. carotovorum, and B. phytophthorum.*

A. Utilisation of Sugar:

The results of the analysis of the media for their sugar contents are presented graphically in Fig. II. These results show that: The fall in concentration of glucose in all the media inoculated with *B. aroideae* was proceeding at different rates in the first and second 24 hours being much higher in the former than the latter, a fact which is explicable on the basis of the very small amounts of sugar left in the media at the end of 24 hours.

It is worthmentioning, however, that the organism failed completely to absorb any sugar from the medium containing 100 p.p.m. iron during the second 24 hours.

The same fact that the fall in concentration of glucose in the different culture media was much higher during the first than the second 24 hours was again observed in case of *B. carotovorum*. The disappearance of glucose from the media in case of this organism was much faster when iron was present in concentrations more than 10 p.p.m. during the first 24 hours. At the end of 48 hours these differences in the rates of disappearance of glucose from the different media were very much reduced.

The difference between the rate of disappearance of glucose during

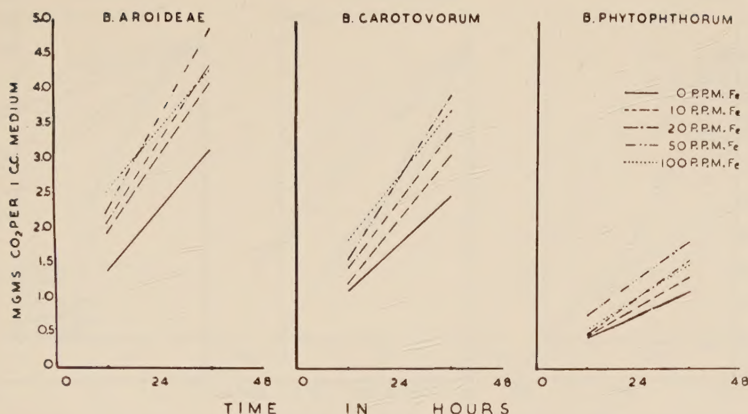


Fig. III. Carbon dioxide output by the three bacteria on the different culture media (mgms carbon dioxide per 1 ml. medium).

the first and second 24 hours was much less exaggerated in case of *B. phytophthorum* than the other two organisms. Presence of iron in different concentrations did not materially affect the rate of utilisation of glucose by this bacterium.

B. Carbon Dioxide Output:

The amounts of carbon dioxide output by the three bacteria in the different media at the end of 24 and 48 hours are presented in Fig. III. These results show that:

B. aroideae: The presence of iron in the medium increases the total carbon dioxide output at the end of 48 hours. The increase in the rate of respiration goes hand in hand with the increase in the concentration of iron, during the first 24 hours, while the carbon dioxide output during the second 24 hours increases with the increase in iron concentration up to 50 p.p.m. On the medium containing 100 p.p.m. iron the carbon dioxide output falls suddenly and reaches that from the control medium.

B. carotovorum: behaved in a, more or less, similar way to *B. aroideae* with a less marked depressive effect of the highest iron concentration on respiration during the second 24 hours.

B. phytophthorum: Carbon dioxide output by this organism increases slowly with increasing the concentration of iron in the medium throughout the whole experimental period up to a concentration of 50 p.p.m.

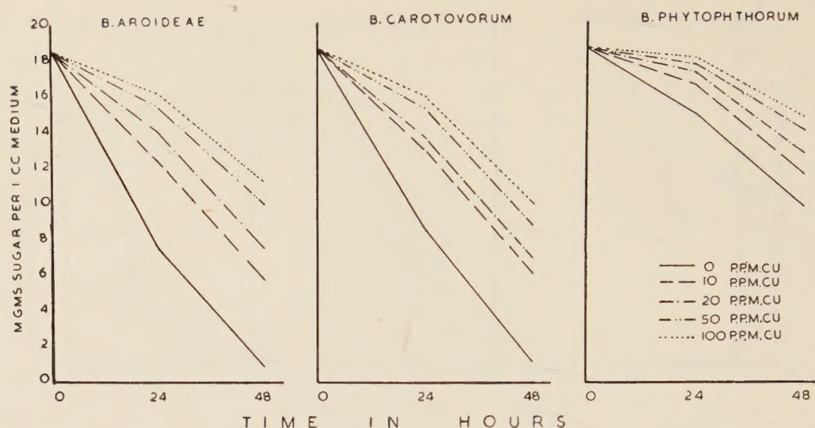


Fig. IV. Sugar concentration of the different media inoculated with the three bacteria (mgms glucose per 1 ml. medium).

followed by a decrease in the respiration rate on increasing the concentration of iron.

The highest carbon dioxide output by the three bacteria at the end of 48 hours is revealed on media containing 50 p.p.m. iron.

2. *Effect of Copper on Respiration and Glucose Utilisation by B. aroideae, B. carotovorum and B. phytophthorum.*

A. Utilisation of Sugar:

The results of the analysis of the media for their sugar-contents are presented graphicaly in Fig. IV. These results show that: The fall in concentration of glucose in the different media inoculated with *B. aroideae* and *B. carotovorum* was proceeding at different rates during the first and second 24 hours. In the control samples the rate of disappearance of glucose was higher in the first than the second 24 hours. The reverse statement holds true for the disappearance of sugar from media containing copper in its different concentrations. The high rate of sugar disappearance during the second 24 hours as compared with that of the first 24 hours was more pronounced when copper was present in its highest concentration, namely, 100 p.p.m.

On the whole, increasing the concentration of copper in the media induced a marked reduction in the rate of disappearance of sugar from the media inoculated with the above two organisms.

B. phytophthorum behaved in a, more or less, similar way to *B.*

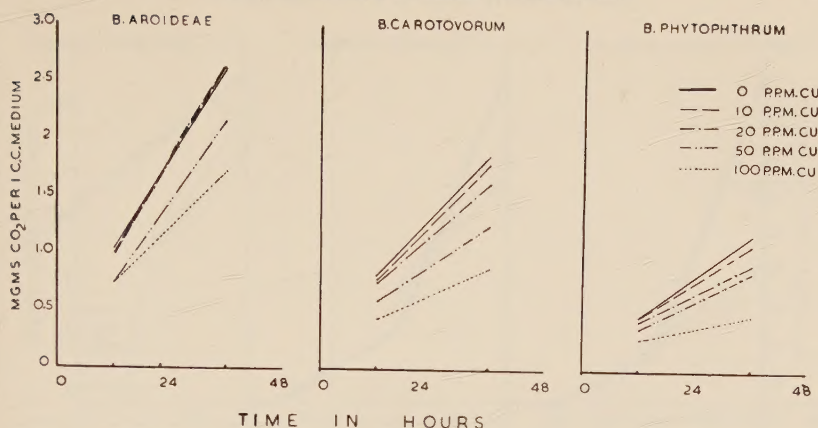


Fig. V. Carbon dioxide output by the three bacteria on the different culture media (mgms CO_2 per 1 ml. medium).

aroideae and *B. carotovorum* except for the fact that the rate of disappearance of glucose from the control samples was proceeding at a rather steady rate during the whole experimental period.

The above results show that the presence of copper markedly reduced the rate of utilisation of glucose by the three bacteria. Increasing the concentration of copper was accompanied by a steady decrease in the total amount of sugar utilised by the three bacterial organisms.

B. Carbon Dioxide Output:

The amounts of carbon dioxide output by the three bacteria in the different media at the end of 24 and 48 hours are presented in Fig. V. These results show that the presence of copper in concentrations of 10 and 20 p.p.m. did not materially affect the carbon dioxide output by the three bacteria throughout the whole experimental period when compared with that from the controls, while its presence in higher concentrations significantly reduced the rate of respiration. The latter effect was more pronounced in the media containing highest concentration of copper, namely, 100 p.p.m. in case of *B. aroideae* and *B. carotovorum* only.

3. *Effect of Zinc on Respiration and Glucose Utilisation by B. aroideae, B. carotovorum and B. phytophthorum.*

A. Utilisation of Sugar:

The results of the analysis of the media for their sugar contents are presented in Fig. VI. These results show that the fall in concentration

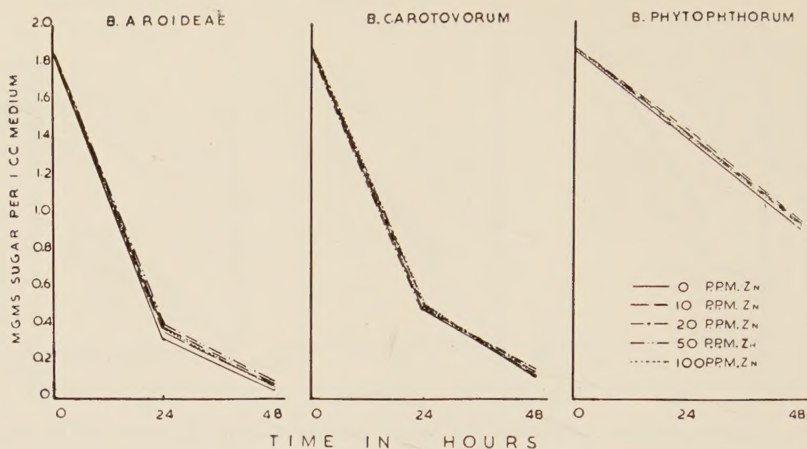


Fig. VI. Sugar concentration of the different media inoculated with the three bacteria (mgms glucose per 1 ml. medium).

of glucose in the different media inoculated with *B. aroideae* and *B. carotovorum* was proceeding at different rates during the first and second 24 hours, being much higher in the former than the latter. The disappearance of glucose from all the media inoculated with *B. phytophthorum* proceeded at rather steady rates during the whole experimental period.

On the whole, the presence of zinc in the medium in its different concentrations did not materially affect the rate of disappearance of sugar from media inoculated with the three bacteria.

The above results, therefore, show that the presence of zinc did not induce any substantial differences in the amounts of sugar utilised by the three bacteria during the whole experimental period when compared to the control samples except, probably, a slightly lower rate of sugar utilisation exhibited by *B. aroideae* in presence of zinc during the first 24 hours of the experiment.

B. Carbon Dioxide Output:

The results of the carbon dioxide output by the three bacteria in the different culture media are presented in Fig. VII. These results show that the presence of zinc in the medium did not materially affect the carbon dioxide output by the three bacteria throughout the whole experimental period when compared with that of the control samples.

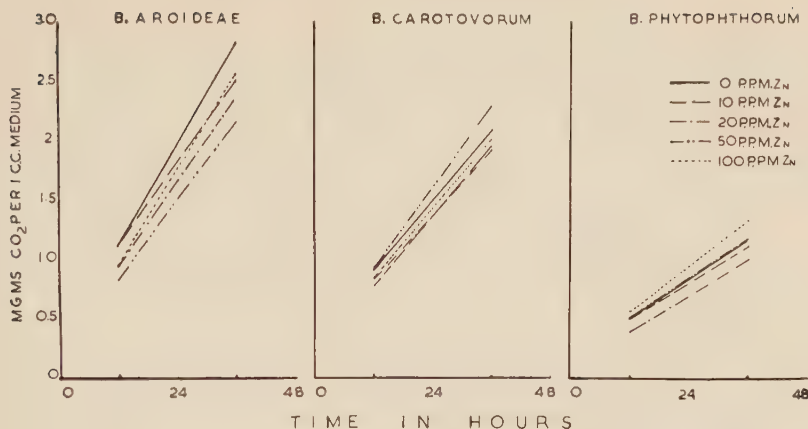


Fig. VII. Carbon dioxide output by the three bacteria on the different culture media (mgms carbon dioxide per 1 ml. medium).

IV. Summary of Conclusions.

1. The effect of the presence of iron, copper and zinc in different concentrations in the culture media on the respiration and utilisation of glucose by *B. aroideae, B. carotovorum* and *B. phytophthorum* was studied.

2. Presence of iron and zinc in different concentrations in the culture media did not materially affect the rate of glucose utilisation by the three bacteria while increasing the concentration of copper in the medium was accompanied by a drastic fall in the amount of sugar utilised from the different media by the three bacteria.

3. Presence of iron in the culture media significantly increased, while the presence of copper significantly decreased the rate of carbon dioxide output by the three bacterial organisms. Zinc did not seem to induce any appreciable effect on the rate of respiration exhibited by the three bacteria.

Literature Cited.

1. Burk, D., 1934. Azotase and nitrogenase in Azotobacter. — Ergeb. Enzymforsch., 3, 23.
2. Calvery, H. O., 1942. Trace elements in foods. — Food. Res., 7, 313—31.
3. Foster, J. W., and Waksman, S. A., 1939. The specific effect of zinc and other heavy metals on growth and fumaric acid production by Rhizopus. — Jour. Bact., 37, 599—617.

4. LEWIS, J. C., 1942. A lactobacillus assay method for P-aminobenzoic acid. — Jour. Biol. Chem., 146, 441—450.
5. MCINTIRE, F. C., RIKER, A. J., and PETERSON, W. H., 1941. The role of certain vitamins and metallic elements in the nutrition of the crowngall organism. — Jour. Bact., 42, 1—14.
6. MULDER, E. G., 1939. Über die Bedeutung des Kupfers für das Wachstum von Mikroorganismen und über eine mikrobiologische Methode zur Bestimmung des Pflanzen-verfügbaren Bodenkupfers. — Arch. Mikrobiol., 10, 72—86.
7. NORÉN, B., 1952. Studies on Myxobacteria. I. Growth conditions. — Svensk Bot. Tidskr. 46, 324.
8. PAPPENHEIMER, A. M. Jr., and JOHNSON, S. J., 1936. Brit. Jour. exp. Path., 17, 335. — C. F. Bacterial Chemistry and Physiology; by I. R. PORTER 1947.
9. REED, G. B., and RICE, C. E., 1928. The action of iron and citrate in synthetic media for tubercle bacilli. — Jour. Bact., 16, 97—107.
10. SAÏD, H., Carbohydrate and nitrogen metabolism in the roots of Daucus carota. — Ph. D. thesis, Cambridge.
11. SHU, P., and JOHNSON, M. J., 1948. The interdependance of medium constituents in citric acid production by submerged fermentation. — Jour. Bact., 56, 577—585.
12. STEINBERG, R. A., 1919. A study of some factors in the chemical stimulation of the growth of Aspergillus niger. — Amer. Jour. Bot., 6, 330—372.
13. STRØM, A., 1935. The production of Dyphterea toxin. — A. S. Haakensen and Co., Oslo.
14. TOLBA, M. K., and GHANEM, S. S., 1954. Studies on Bacterial Nutrition. I. Utilisation of Different Sugars or Mixtures of Sugars by Three Soft Rot Bacteria. — Bot. Notiser 1954, 154—166.
15. WARING, W. S., and WERKMAN, C. H., 1944. Iron deficiency in bacterial metabolism. — Arch. Biochem., 4, 75—87.
16. YOUNG, E. G., BEGG, R. W., and PENTZ, E. I., 1944. The inorganic nutritional requirements of Echerichia coli. — Arch. Biochem., 5, 121—36.

Botaniska Notiser 1954, Häfte 3. Lund

Einige Bemerkungen zu drei Aufsätzen von Fr. Hustedt.

Von R. W. Kolbe.

Paleobotaniska avdelningen, Naturhistoriska Riksmuseum, Stockholm 50.

Zu einigen Fragen der drei Aufsätze von Fr. Hustedt (1945, 1952 und 1953, s. Literaturverzeichnis) soll nachstehend Stellung genommen werden. Ich werde diese Aufsätze nicht einzeln besprechen, sondern einige wichtige Punkte der genannten Arbeiten in 3 Gruppen zusammenfassen:

1. Zur Struktur der Diatomeen,
2. Zur Verwertbarkeit der durch das Elektronenmikroskop gewonnenen Erkenntnisse für die Taxonomie und
3. Zur Revision des Halobien-Systems.

1. Zur Struktur der Diatomeen.

Man kan Hustedt nur zustimmen, wenn er schreibt (1952, S. 301): »Mit Diskussionen über die Porengestalt besonders der *Pleurosigma*-Arten ist seit einem Jahrhundert viel Papier bedruckt worden, und immer noch scheint die Frage nicht endgültig gelöst zu sein». Ich möchte hinzufügen: es ist auch nur zu verständlich, dass diese Frage noch nicht so gelöst worden ist, dass alle Zweifel verstummen. Nach den mühevollen Untersuchungen der Diatomeenstrukturen, die seit einem Jahrhundert mit dem Lichtmikroskop angestellt wurden und die die allmähliche Verbesserung dieses Instruments und der Untersuchungsmethoden deutlich widerspiegeln, trat seit kurzem ein neues Instrument — das Elektronenmikroskop (nachstehend: Elmikr. abgekürzt) — an dessen Seite, mit neuen Eigenschaften, einer enorm gesteigerten Auflösungsfähigkeit und einer entsprechend erhöhten sog. »nützlichen Vergrösserung». Dass die mit Hilfe des neuen Instruments erhaltenen Resul-

tate einer Skepsis seitens einiger Mikroskopiker begegnen, ist nicht nur verständlich, sondern auch für die Fragen über die Feinstrukturen nur nützlich. Indem wir die Punkte, bei denen die einerseits mit dem Lichtmikroskop, andrerseits mit dem Elmikr. gewonnenen Deutungen übereinstimmen, festlegen, über die strittigen Punkte diskutieren und u.U. durch neue Belege klären, können wir einer endgültigen Lösung der Fragen allmählich näherkommen. Dies kann am besten jeweils von Fall zu Fall geschehen und die Aufsätze von HUSTEDT (1945 u. 1952) bilden dazu einen willkommenen Anlass. Um nicht ins »Uferlose» zu geraten, will ich nachstehend alle allgemeinen Ueberlegungen möglichst vermeiden und nur auf die Hauptpunkte der Kritik HUSTEDTs eingehen, die die Kammerstruktur und den Bau der Poren einiger Diatomeen betreffen.

Kammerstruktur. Es scheint mir, dass hinsichtlich des Kammerbaus keine wesentlichen Divergenzen zwischen der Auffassung HUSTEDTs und der meinigen vorliegen. Nach beiden Auffassungen handelt es sich um Hohlgebilde, die durch Seitenwände voneinander abgegrenzt sind. Die eine Aussenwand (ob die biologisch äussere oder innere, ist für die Diskussion belanglos) ist durch eine Membran gebildet, die mit feinen bis feinsten Poren oder Poroiden versehen ist, die zuweilen hart an der Grenze der Auflösungsfähigkeit des Elmikr. stehen. Diese Membran wird von HUSTEDT »poroide Membran» oder »Schliesshaut», von mir (1951, S. 636) »Siebmembran» genannt. Die andere Aussenwand kann entweder ganz fehlen (»offene Kammern» nach KOLBE 1951) oder vorhanden sein und in diesem Falle einen ± grossen Porus tragen (»halbgeschlossene Kammern», KOLBE 1951), der von HUSTEDT als »innere Kammeröffnung» bezeichnet wird. Ich nenne diese Aussenwand »Porenmembran» (1951). Nach meinen Erfahrungen gehören die meisten Kammern, die dem hexagonalen Kammertypus entsprechen (aber nicht nur diese) dem halbgeschlossenen Kammertypus an, und hierzu gehören Arten von *Coscinodiscus, Triceratium, Biddulphia,* aber auch *Neidium, Achnanthes, Diploneis* und wahrscheinlich noch viele andere.

Der Bau der gröbsten Kammern lässt sich auch mit dem Lichtmikroskop deutlich nachweisen und die ausgezeichneten Stufenaufnahmen von HUSTEDT (1945, Taf. XIX, Fig. 2—7 — aber auch in seinen früheren Arbeiten, deren Zitate ich aus Platzersparnis unterlasse) sind objektive Beweise für die Gemeinsamkeit unserer Auffassungen. Vergleicht man diese Aufnahmen mit elektronenmikroskopischen Bildern, z.B. KOLBE 1948, Fig. 6, so ist deren Ähnlichkeit augenfällig.

Sie — d.h. die licht- und elektronenmikroskopischen Aufnahmen — ergänzen sich darin, dass

1. HUSTEDTS lichtmikroskopische Aufnahmen die räumlichen Verhältnisse durch die optischen Querschnitte nachweisen und nacheinander Siebmembran, Kammerquerschnitt und Porenmembran darstellen.[1] Infolge der grossen Tiefenschärfe des Elmikr. erscheinen bei meinen Aufnahmen dagegen Poren- und Siebmembran gleich scharf und ohne räumliche Wirkung.

2. Bei den lichtmikroskopischen Aufnahmen stehen selbst die groben Einzelheiten der *Triceratium*-membran bereits an der Grenze des Auflösungsvermögens des Lichtmikroskops und erscheinen daher unscharf; bei Formen mit feineren Einzelheiten sind diese lichtmikroskopisch nicht mehr auflösbar, und das dürfte für die meisten Kammern gelten. In Ergänzung hierzu sind bei den elektronenmikroskopischen Aufnahmen diese Einzelheiten noch scharf definiert.

In einem Punkt scheinen jedoch HUSTEDTS und meine Auffassungen auseinanderzugehen: dem Charakter der Porenmembran. HUSTEDT (1945, S. 318 — allerdings nur in dieser Arbeit) bestreitet, dass es sich bei der Porenmembran um eine besondere Membran s c h i c h t handelt. Dieser Behauptung widerspricht die Tatsache dass man bei reichlichen Material, z.B. von grob areolierten *Coscinodiscus*-Arten häufig Schalen sieht, bei denen e n t w e d e r die Sieb- o d e r die Porenmembran abgesprengt ist. Ich habe in hunderten von Fällen sowohl einzelne, als auch mit der unverletzten Schale zusammenhängende Bruchstücke der Membranen von *Coscinodiscus nodulifer* gesehen und dabei beobachtet, dass es sich in einigen Fällen um zusammenhängende Stücke der Porenmembran, in anderen — der Siebmembran handelte. Auch *Coscinodiscus asteromphalus,* bei dem die Siebmembran ja sehr deutlich ist, zeigte in einigen Fällen das gleiche Verhalten. PERAGALLO (1897—1908, Taf. CXV, Fig. 12) zeichnet eine solche Ablösung und sicher hat HUSTEDT auch derartige Beobachtungen gemacht, ohne vielleicht darauf geachtet zu haben, dass viele der abgelösten Stücke zur Porenmembran gehörten. Wenn HUSTEDT an der zitierten Stelle schreibt: »Ebenso ergibt sich aus der Form der Kammerwände, dass man die durchlochte Wandfläche nicht etwa als eine besondere Wandschicht auffassen kann. Die Öffnungen sind lediglich die Folge der T-förmigen Erweiterung der Kammerwände, und der Begriff »Primärschicht» ist

[1] Die Kammern von HUSTEDTS Objekt, *Triceratium,* gehören auch dem halbgeschlossenen Typus an und zeigen, dass innerhalb derselben Gattung die Grösse des Porus der Porenmembran variiert — vgl. seine Figuren 4 und 6.

somit nur als Gegensatz zu den als sekundäre Bildungen aufzufassenden Kammerwänden zu verstehen», so kann man entgegnen, dass die Kammern ein zusammenhängendes Gebilde sind und dass man kaum einen prinzipiellen Unterschied zwischen deren einzelnen Teilen machen kann. Ob die Porenmembran als zusammenhängendes Gebilde erscheint oder nicht, dürfte im Wesentlichen von der Porengrösse abhängen. Nach meiner Auffassung ist eine Membran — zumindest in den Fällen, in denen sie sich als zusammenhängende Schicht abheben lässt —, als ein selbständiges Gebilde aufzufassen, unabhängig von dessen, uns noch gänzlich unbekannten Genesis.

Meiner Ansicht nach ist der Charakter der Porenmembran: ob sie nun als selbständige Schicht aufzufassen ist oder nicht, nur von untergeordneter Bedeutung. Wichtiger ist der andere Diskussionspunkt, die Frage nach der Natur der Schlitze (Poren) in den Kammern von *Pleurosigma, Gyrosigma* und wahrscheinlich bei den *Naviculae orthostichae,* die auch sonst Verwandtschaften mit den genannten Gattungen zeigen. HUSTEDT (1945 und 1952) bestreitet die Wirklichkeit dieser Gebilde und hält sie für Beugungsbilder. Seine Auffassung begründet HUSTEDT durch eine Reihe von theoretischen Argumenten. Von jedem seiner Argumente kann man sagen: es kann richtig sein, es kann aber auch eine andere Erklärung geben und ich könnte eine gleiche Reihe von Gegenargumenten anführen, von denen aber augenscheinlich das gleiche gesagt werden könnte. Eine Diskussion auf dieser Basis kann »uferlos» werden und führt auf ein Gebiet, das ein Biologe kaum mehr beherrschen kann; hierzu gehört die Frage, ob die Interferenz bei den extrem kleinen Wellenlängen des Elektronenstrahls überhaupt sichtbare Beugungsbilder hervorrufen kann. Diese Fragen dürften nur von Physikern entschieden werden und deren Entscheid wird den praktischen Mikroskopiker häufig nicht restlos befriedigen bezw. überzeugen. HUSTEDT (1945, S. 329) schreibt hierzu auch gewissemassen vorbeugend: »Eine Zurückweisung meiner Einwendungen mit Hilfe von physikalischen Gesetzen und mathematischen Formeln muss aber vom Standpunkt des Biologen abgelehnt werden, weil keine Gewähr dafür gegeben ist, dass die in Frage kommenden Gesetze restlos oder gänzlich fehlerfrei erkannt sind, und ausserden in der mikroskopischen Praxis sich manches anders ausnimmt als es der Theorie nach erscheinen dürfte.» Ich will mich auf den Standpunkt HUSTEDTs stellen, den Boden theoretischer Erwägungen verlassen und mich beschränken auf eine kritische Analyse der nebenstehenden elektronenmikroskopischen Aufnahme, und zwar nur von deren Teilen, bei denen der Einwand von

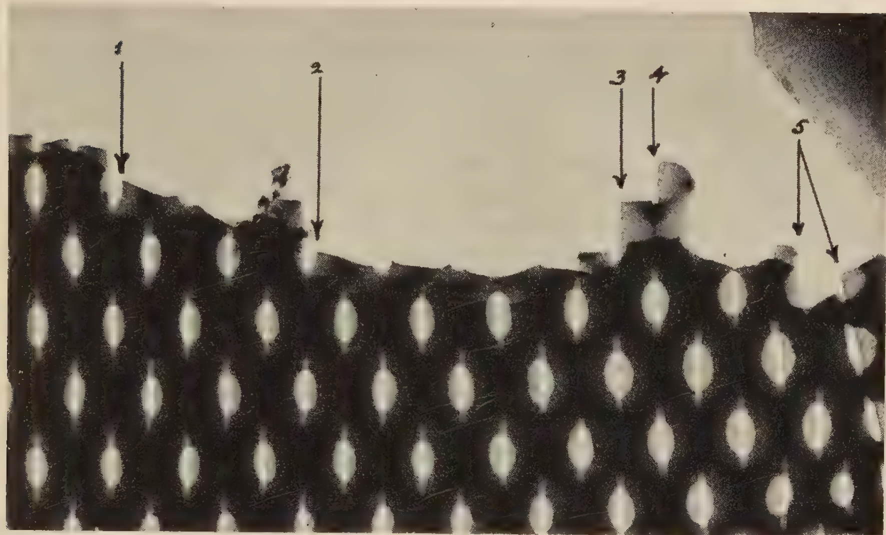


Fig. 1. *Pleurosigma aestuarii* BREB. Bruchstück einer Schale. Elektronenmikrosk. Aufnahme, nachvergrössert nach KOLBE 1951.

übereinanderliegenden Strukturen (die Beugungsbilder hervorrufen könnten) wegfallen muss.

Fig. 1 ist eine Nachvergrösserung meiner Aufnahme (KOLBE 1951, Fig. 1) einer Bruchkante von *Pleurosigma aestuarii* Breb. Der Bau der Kammern dieser Form (und verwandter Formen) ist meiner Auffassung nach stereometrisch vergleichbar mit einer Schachtel, deren durch die Seitenwände bedingter Querschnitt sechseckig ist. Die eine Ausenwand (Siebmembran) besitzt ein ovales Siebfeld[1] (»grosse Ellipse» nach HUSTEDT 1945, S. 328), die andere (Porenmembran) ist mit einem Porus in Gestalt eines relativ langen und schmalen Schlitzes versehen, dessen Realität HUSTEDT bestreitet.

Betrachtet man die abgebildete Bruchkante, so sieht man an einigen markierten Stellen Teile der Siebmembran (1, 2), als auch der Porenmembran (3, 4, 5) frei in den Raum hineinragen. An den mit 3 und 4 markierten Stellen sind die Ränder der Schlitze sehr deutlich abgebildet. Der Einwand von etwaigen Interferenzerscheinungen fällt infolge ihrer freien Lage ganz weg, auch ist es bezeichnend, dass die Schlitzränder etwas korrodiert sind und daher leicht gezackt erscheinen. Die

[1] Die zarten Siebfelder sind infolge langer Lagerung meines Materials in wässrigen Lösungen ganz aufgelöst und daher in der Aufnahme nicht sichtbar. Sie sind jedoch ausgezeichnet dargestellt bei HELMCKE u. KRIEGER (1953, Taf. 62).

gleiche Gezacktheit zeigen die Schlitzränder auch in den Teilen der aufnahme, in denen beide Membranen (Poren- und Siebmembran) übereinanderliegen und ein angebliches virtuelles Bild erzeugen könnten. Ein solches virtuelles Bild dürfte aber streng gradlinige und glatte Ränder aufweisen. Man sieht ferner, dass die Regelmässigkeit und gleichbleibende Länge der Schlitze, die HUSTEDT (1952, S. 296) als verdächtig auffiel, nicht grösser ist, als diejenige der Kammern (man beachte z.B. die unregelmässigen Kammern im rechten Teil des Bildes — 2 Reihe von rechts —, denen auch entsprechend anders orientierte und sogar gekrümmte Schlitze entsprechen). Schliesslich zeigt die Stelle 3 mit aller Deutlichkeit die Endigung eines Schlitzes am Knotenpunkt der Kammer-Seitenwände und dürfte die Annahme HUSTEDTS (ebenda) widerlegen, dass es sich um durchgehende Beugungs-Längslinien handelt.

Nach einer genauen und kritischen Betrachtung dieser Aufnahme glaube ich nicht, dass ein Zweifel an der Realität der Schlitze zu bestehen braucht und dass es keiner weiteren theoretischen Begründungen bedarf, um diese Auffassung zu stützen.

Die Aufnahme von HENDEY (KOLBE 1951, Taf. II, Fig. 3) ist augenscheinlich von einem frischen, wenig korrodierten Exemplar gemacht worden. Trotzdem dürfen die etwas zackigen Ränder einiger Schlitze, die auf dem Original deutlicher hervortreten, als auf der Autotypie, auf die Analogie dieser Strukturen auch bei *Navicula crucigera* (Grun.) Cl. schliessen lassen. Nach meiner Ueberzeugung werden weitere elektronenmikroskopische Untersuchungen auch bei vielen anderen Formen analoge Bildungen erschliessen.

2. Zur Verwertbarkeit der durch das Elektronenmikroskop gewonnenen Erkenntnisse für die Taxonomie.

HUSTEDT (1952, S. 300) verhält sich sehr skeptisch in bezug auf die Verwertbarkeit der durch das Elmikr. erschlossenen Einzelheiten für die Diatomeen-Systematik. Die Gründe, die er zugunsten seines Standpunktes anführt, sind:

1. Die Unsicherheit, ob eine aufgenommene Form — infolge der heute noch schwierigen elektronenmikroskopischen Technik — auch wirklich identisch ist mit der vorher im Material bestimmten. HUSTEDT bringt als Beispiel *Navicula subtilissima* Cl., für die ich auf Grund ihrer Feinstruktur eine Ueberführung in die Gattung *Anomoeoneis* befürwortete (KOLBE 1951, S. 641) und bezweifelt die richtige Bestimmung

der elektronenmikroskopisch aufgenommenen Form, die er für *Anomoeoneis exilis* hält, aus 2 Gründen:

a. Seine Nachmessung meiner Fig. 6 (KOLBE 1951) auf Grund der angegebenen Vergrösserungszahl ergab eine Streifendichte von etwa 33 Transapikalstreifen in 10 mμ, die für *Nav. subtilissima* zu grob ist. HUSTEDT ist aber ein Messfehler unterlaufen: die Vergrösserungszahl von 33 000 : 1 ist richtig, sie entspricht einem Masstab der Figur von 1 μ=33 mm. Auf 33 mm kommen in Fig. 6 etwas über 4 Transapikalstreifen, was einer Streifendichte von etwa 40 in 10 μ bei dem Original entspricht. Bei meiner Fig. 5 ist dagegen die Vergrösserungszahl von 15 000 : 1 infolge eines Druckfehlers falsch angegeben: sie soll heissen 10 000 : 1; setzt man diese Zahl ein, so ergibt sich auch bei Fig. 5 die gleiche Streifendichte von etwa 40 in 10 μ.

b. Die Längsstreifen (nach HUSTEDT: Längsrippen) müssten auch im Lichtmikroskop sichtbar sein. Aus der el. mikr. Aufnahme Fig. 6 geht nicht hervor, dass es sich um Rippen handelt, sie müssten sonst als dunklere Stellen in der Aufnahme erscheinen. Ihre Breite schwankt zwischen etwa 0,2—0,3 μ, so dass es — besonders bei einer Membran von gleichbleibender Dicke — fraglich erscheint, ob sie im Lichtmikroskop sichtbar sind.

Im übrigen bin ich sicher, dass *Navicula subtilissima* bei der Aufnahme vorgelegen hat: diese Form ist im Originalmaterial relativ häufig, während *Anomoeoneis* nur in der Varietät *A. serians* var. *brachysira* selten vertreten war und keine Uebergangsformen gefunden werden konnten.

Zu Punkt 2 und 3 von HUSTEDTs Ausführungen möchte ich bemerken, dass es eine Frage ist, ob »der Membranbau der Diatomeen im Elektronenmikroskop viel einheitlicher ist, als es bei lichtmikroskopischer Betrachtung den Anschein hat, soweit der grundsätzliche Bau in Frage kommt.» (HUSTEDT 1952, S. 300). Das hängt m.E. nur davon ab, wie weit man den Begriff »grundsätzlicher Bau» fasst. In Einzelheiten ist der Feinbau der Diatomeenmembran überraschend vielfältig, vielleicht vielfältiger als die lichtmikroskopisch sichtbaren Strukturen, wie dies die vorzüglichen el. mikroskopischen Aufnahmen von HELMCKE u. KRIEGER (1953) eindrucksvoll zeigen.

Die vielen, teilweise klassischen lichtmikroskopischen Untersuchungen der Diatomeen schufen die Grundlage für das Verständnis des Baues ihrer Zellmembranen; trotzdem sind unsere Kenntnisse der feinsten, jenseits der Grenze der Auflösungsfähigkeit des Lichtmikroskops stehenden Strukturen noch gering. Die bisherigen Resultate der Elektronen-

mikroskopie führten zwar zu einer Vertiefung unserer Kenntnisse einiger morphologischen Einzelheiten der Diatomeenmembran, rüttelten aber in keiner Weise an dem Gebäude der Diatomeen-Systematik. Sie führten — taxonomisch gesprochen — nur zu Vorschlägen von geringen Verschiebungen der systematischen Stellung einiger Arten: ausser dem besprochenen Fall von *Navicula subtilissima* verweise ich auf *Navicula pelliculosa* (KOLBE u. GÖLZ 1943, S. 93) und *Stephanodiscus binderanus* (KOLBE 1948, S. 17). Was spätere Untersuchungen noch bringen werden, wissen wir nicht. Sollten — nach kritischer Sichtung — allmählich neue, für die Taxonomie wichtige Erkenntnisse daraus resultieren, so wird man sie — wohl oder übel — verwerten müssen. Wohin das führen kann und wird, ist ebenso unbekannt und braucht wohl heute nicht diskutiert zu werden.

Die theoretisch wichtige Frage, mit der HUSTEDT (1952, S. 301) seinen Aufsatz abschliesst, ist: wieweit sind wir berechtigt elektronenmikroskopisch abgebildete Strukturen als reelle Gebilde zu betrachten, bezw. wie weit sind wir Täuschungen durch Interferenzerscheinungen ausgesetzt? Diese Frage steht im Zusammenhang oder ist eine direkte Folge von HUSTEDTs Zweifel an der Wirklichkeit der Schlitze der *Pleurosigma*-Kammern. Ueber andere Fälle, bei denen eventuelle Täuschungen durch das Elektronenmikroskop vorliegen könnten, ist meines Wissens nicht berichtet worden. Durch meine Ausführungen glaube ich den Nachweis gebracht zu haben, dass die Schlitze der *Pleurosigma*-Membran reelle Gebilde darstellen. Damit wäre der bisher einzige Zweifelsfall aufgeklärt und es liegt kein Grund vor, das Elektronenmikroskop als ein weniger zuverlässiges Instrument zu halten, als das Lichtmikroskop und die mit dem ersteren erzielten Resultate a priori skeptisch zu betrachten.

3. Zur Revision des Halobiensystems.

In seiner »Revision des Halobien-Systems» schreibt HUSTEDT (1953, S. 515), dass mein System »nicht restlos befriedigt, auch wenn es eine verbreitete Anwendung gefunden hat, andrerseits aber auch abgelehnt wurde (THIENEMANN 1950, S. 112).» Um zu zeigen, wie diese »Ablehnung» aussieht, zitiere ich die angeführte kurze Stelle aus der Arbeit THIENEMANNS:

»Berücksichtigt man alle biologischen Verhältnisse der Binnensalzstellen, so kann man vom NaCl-Oligotypus bis zu einem Gehalt von 1 ‰ sprechen, der Mesotypus erstreckt sich dann bis etwa 3 ‰, darüber hinaus kommt der Poly-

typus (KOLBE 1927, S. 112 zieht die Grenzen für Diatomeen etwas anders). Diese Grenzziehung wird deshalb so schwierig, da jedenfalls die tierischen Halobionten der Binnensalzgewässer nicht etwa an einen bestimmten Bereich des NaCl-Spektrums gebunden sind, sondern sich zum Teil euryplastisch durch den ganzen Bereich vom Ende des Oligotypus bis zum extremen Polytypus hindurchziehen. KOLBE nennt die Diatomeenformen, deren Entwicklungsoptimum und Verbreitungsgebiet im Polytypus liegen, Euhalobien; wir nennen sie lieber Polyhalobionte; es folgen die Mesohalobionten und die Oligohalobionten (wenn KOLBE seine Oligohalobien in halophile, indifferente und halophobe aufteilt, so können wir ihm nicht folgen: wir brauchen den Ausdruck halophile im Gegensatz zu halobionten und haloxene in anderem Sinne (vgl. S. 29—30)».

Wie ersichtlich, beschränkt sich THIENEMANN darauf zu konstatieren, dass die Grenzen zwischen dem Poly-, Meso- und Oligotypus von mir etwas anders gezogen wurden, als von ihm, dass er ferner den Begriff der halophilen Elemente in einem anderen Sinn gebraucht und daher mir darin nicht folgen kann.

Die Kritik meines Halobiensystems durch HUSTEDT richtet sich ausschliesslich gegen die »Unlogik» dieses Systems, »die darin besteht, dass innerhalb derselben Rangstufe eine Verschiebung des Einteilungs-Grundes vom Qualitativen zum Quantitativen eingetreten ist» (HUSTEDT 1953, S. 515). HUSTEDTs Kritik wäre auch durchaus berechtigt, wenn eine solche Verschiebung des Grundprinzips tatsächlich vorliegen würde. Dies ist aber n i c h t d e r F a l l und die Grundlagen der Ueberlegungen HUSTEDTs beruhen auf einem Missverständnis bezw. seiner abweichenden Deutung meines Systems. Um es gleich vorweg zu nehmen: mein System der Halobien ruht — wie wohl alle formalen Systeme, die Milieuspektra verwenden — auf einer r e i n q u a n t i t a t i v e n Grundlage und zwar sowohl in den 3 Haupt-, wie in den 3 Untergruppen.

Bei der Aufstellung meines Halobiensystems lehnte ich mich an das in der Ökologie bewährte Prinzip der Unterteilung des Spektrums (NAUMANN) der ökologischen Typen, die durch einen veränderlichen Faktor bedingt werden, in 3 Abschnitte: den Poly-, Meso- und Oligotypus. Im gegebenen Fall (Abhängigkeit vom Salzgehalt des Biotops) ergaben sich mithin die 3 Hauptgruppen der Eu- (=Poly-), Meso- und Oligohalobien, die dem Salzgehalt des Biotops in abnehmender Salzkonzentration entsprechen. Bei der letzten Hauptgruppe, den Oligohalobien waren Unterteilungen erwünscht, da bekanntlich bei dieser Gruppe weitere ökologisch bedingte Fazies ± deutlich hervortreten. Ich unterteilte daher die Oligohalobien (wieder quantitativ nach abnehmender

Salzkonzentration des Biotops) in halophile — also Oligohalobien, die sich aber der nächsthöheren Hauptgruppe nähern —, indifferente und halophobe, die »Anpassungen an extrem geringe Salzmengen zeigen» (KOLBE 1932, S. 269). Gewiss könnte man die 3 letztgenannten Fazies auch als gleichberechtigte Gruppen neben die Hauptgruppen stellen; da jedoch diese 3 Fazies die Gesamtheit der Bewohner (Diatomeen) des Süsswassers ausmachen, ist es entschieden richtiger, sie als Unterabteilungen der Oligohalobien aufzufassen. Das System in dieser Form scheint mir die »natürlichen» Verhältnisse am besten darzustellen:

Seewasser — Euhalobien

Brackwasser — Mesohalobien

Süsswasser — Oligohalobien, unterteilt in halophile, indifferente und halophobe Formen. (Vgl. hierzu Textfig. 5 in KOLBE 1927, S. 114, die das Einteilungsprinzip erläutert).

Ich glaube, dass Inkonsequenz das Letzte ist, was man diesem System vorwerfen kann, wenn man sich von vornherein bewusst ist, dass es auf einer quantitativer Grundlage aufgebaut ist.

HUSTEDT geht in seiner Kritik von einer Reihe von Voraussetzungen bezw. Unterstellungen aus, die durchaus nicht zutreffen. Der Reihe nach sind es die folgenden:

1. Für die Euhalobien sei die Anwesenheit von NaCl erforderlich, aber ohne Rücksicht auf die Menge, so dass es sich hier um einen qualitativen Charakter handle. Wieso denn: ohne Rücksicht auf die Menge? Da die Euhalobien an der oberen Grenze des »natürlichen» NaCl-Spektrums stehen, ist die obere Grenze der Salzkonzentration für deren Wohnbereiche festgelegt und von der unteren Grenze der Salzkonzentration sind sie ebenso abhängig, wie die anderen Gruppen. Wären sie es nicht, so würden sie auch in anderen, niederen Bereichen des NaCl-Spektrums leben können. Der Begriff »Euhalobien» ist mithin ebenso quantitativ bedingt, wie die Definition der übrigen Gruppen.

2. Zu den Oligohalobien bemerkt HUSTEDT, dass ein geringer Salzgehalt ertragen werden kann, aber nicht erforderlich sei, dass es sich also auch hier um ein qualitatives Merkmal handle. Wir können — exakt gesprochen — für eine gegebene Form nur die Grenzen ihres Vorkommens in einem bestimmten Spektralbereich eines ökologischen Faktors feststellen, bestenfalls das Minimum, Optimum und Maximum der Konzentration für diesen von ihr bewohnten Spektralbereich. Dies gilt auch für den Bereich der niederen Salzkonzentrationen, also auch für die Gruppe der Oligohalobien. 1.)

Dass die Oligohalobien durch eine obere Grenze von der an höhere Konzentrationen angepassten Gruppen abgesondert werden, ergibt sich aus dem obigen Schema, ebenso, dass der Bereich der Mesohalobien als mittlere Gruppe durch eine obere und eine untere Grenze bedingt ist.

3. Bei den halophoben Arten unterstellt HUSTEDT, dass diese den Salzgehalt nicht nur nicht »erfordern», sondern ihn als entwicklungshindernd »ablehnen», daher sei auch dieses Merkmal ein qualitatives. HUSTEDT meint unter »Salzgehalt» augenscheinlich einen höheren Salzgehalt, denn absolut chlorfreie Gewässer gibt es in der Natur kaum und dass auch geringe Spuren eines Stoffes u.U. nicht ohne Wirkung auf einen Organismus sind, ist bekannt. Wenn HUSTEDT schreibt, dass die halophoben Diatomeen den (höheren?) Salzgehalt als entwicklungshindernd ablehnen, so kann man nur dagegenhalten, dass sie sich darin ebenso verhalten, wie Formen anderer Halobiengruppen: eine oligohalobe Form lehnt — um mit HUSTEDT zu reden — einen Standort mit höherem Salzgehalt als den für sie optimalen ebenso als entwicklungshindernd ab, wie eine euhalobe Form ein Gewässer mit geringerer Salzkonzentration. Im Grunde genommen meint HUSTEDT wohl ungefähr dasselbe, was durch mein System ausgedrückt ist: dass die halophoben Formen an die geringsten NaCl-Mengen angepasst sind. Das Wesentliche ist aber, dass obere (wenn auch relativ geringe) Salzkonzentrationen für ihren Wohnbereich bestimmend sind — dass mithin auch für sie das quantitative Moment ausschlaggebend ist, ebenso wie für die Euhalobien die unteren Konzentrationsgrenzen.

Ich fasse zusammen: das von mir vorgeschlagene System der Halobien umfasst den in der Natur am häufigsten vorkommenden Bereich des NaCl-Spektrums und ist auf rein quantitativer Grundlage aufgebaut.

Ein jedes Halobien-System berücksichtigt nur e i n e n ökologischen Faktor und sagt nicht etwa aus, dass der Salzgehalt den einzigen ökologischen Faktor bei den Diatomeen darstellt. Es ist klar, dass — besonders die Oligohalobien — in ihrer Entwicklung von anderen, z.T. noch unbekannten Faktoren abhängig sind, wie z.B. viele Eunotien vom pH-Faktor, gewisse Nitzschien von der Trophiestufe u.s.w. Nur die Nebeneinanderstellung der optimalen Bereiche innerhalb der verschiedenen ökologischen Faktoren kann für eine Form ein Gesamtbild ihrer ökologischen Ansprüche ergeben.

Immerhin ist der Salzgehalt ein sehr wichtiger, augenfälliger und leicht ermittelbarer Faktor und gibt — selbst allein betrachtet — ein gewisses Bild über die Verteilung wesentlicher ökologischer Gruppen der Diatomeen.

Die von Hustedt vorgeschlagene Abänderung beruht in erster Linie darauf, ob ein Salzgehalt

1. unbedingt erforderlich,
2. nicht erforderlich ist oder
3. als entwicklungshindernd abgelehnt wird.

Der wichtigste Einwand gegen diesen Vorschlag ist, dass mit dem Faktor »Salzgehalt» operiert wird, ohne dass dieser Begriff einigermassen präzisiert wird. Ist der Salzgehalt eines eutrophen Sees von — sagen wir — 50 mg/l ein Gehalt, der nicht erforderlich ist? Bezw. ist der Cl-Gehalt eines Braunwassersees von 9,2 mg/l Cl (Rudträsket, mit überwiegend halophober Diatomeenflora) ein Gehalt der noch nicht abgelehnt wird und nicht berücksichtigt zu werden braucht? Das letztere ist nach den Erfahrungen schwedischer Limnologen nicht zulässig: der Cl-Gehalt von Süssgewässern ist meist auch ein Indikator für die Eutrophiestufe eines Gewässers und zwischen Hochmooren, die praktisch nur von Regenwasser gespeist werden und solchen, die Beziehungen zum Moorgrund haben (Du Rietz, Thunmark) bestehen trotz relativ geringer Unterschiede in den Cl-Zahlen (die sich in der Grössenordnung von wenigen mg/l bewegen) erhebliche floristische Verschiedenheiten. In ein auf quantitativer Grundlage ruhendes System lassen sich die Wohnbereiche auch innerhalb der niedrigsten NaCl-Konzentrationen einordnen.

Die von Hustedt vorgeschlagene Abänderung sieht — als logische Folge seines qualitativen Grundprinzips — das Zusammenlegen bezw. Einordnen der Euhalobien (bei Hustedt: Polyhalobien) und Mesohalobien in eine Hauptgruppe vor: die marinen und Brackwasserformen bilden zusammen die Gruppe der Euhalobien. Die halophoben Diatomeen, die nur eine rel. kleine Gruppe der Süsswasserdiatomeen darstellen, werden dagegen im Rang zu einer der 3 Hauptgruppen seines Systems erhoben. Gerade diese Gruppe ist — definitorisch gesehen — m.E. ganz unhaltbar in der Fassung von Hustedt. Es ist doch unmöglich festzustellen, ob und von welcher Grenze an ein »Salzgehalt» nicht erforderlich oder entwicklungshindernd ist, welches Merkmal nach Hustedts Vorschlag den Unterschied zwischen Oligohalobien und halophoben Formen darstellt.

Es scheint mir ferner richtig, dass ein Halobiensystem sich an die 3 grossen Gewässertypen: Meer-, Brack- und Süsswasser anlehnt. Im System von Hustedt würden seine Hauptgruppen etwa den Gewässertypen: Salzwasser, Süsswasser und Moor- oder Gebirgswasser entsprechen.

HUSTEDT beklagt sich, dass bei Anwendung meines Systems Fehldeutungen vorkommen. Ich fürchte, dass dies bei jedem System (auch bei der Abänderung nach HUSTEDT) unvermeidlich ist denn. . . Irren ist menschlich. Gewiss ist die Wahl des Grundprinzips für ein ökologisches System bis zu einem gewissen Grad eine Ansichtssache — im vorliegenden Fall: quantitatives oder qualitatives Prinzip. Mir scheint das erstere exakter zu sein. Ich glaube — nach allem oben Ausgeführten nicht, dass mein System »aus logischen Gründen abgeändert werden muss» (HUSTEDT l.c., S. 518, gesperrt von mir).

Literatur.

HELMCKE, J.-G. und KRIEGER, W. 1953. Die Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild. — Bild u. Forschung, Berlin.

HUSTEDT, F. 1945. Die Struktur der Diatomeen und die Bedeutung des Elektronenmikroskops für ihre Analyse. — Arch. f. Hydrobiologie, 41, 315.

— 1952. Die Struktur des Diatomeen und die Bedeutung des Elektronenmikroskops für ihre Analyse. II. — Arch. f. Hydrobiologie, 47, 295.

— 1953. Die Systematik der Diatomeen in ihren Beziehungen zur Geologie und Ökologie nebst einer Revision des Halobien-Systems. — Svensk Bot. Tidskr., 47, 509.

KOLBE, R. W. 1927. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. — Pflanzenforschung, 7.

— 1932. Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. — Ergebnisse d. Biologie, 8, 221.

— 1948. Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Diatomeenmembranen. — Ark. f. Botanik, 33.

— 1951. Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Diatomeenmembranen, II. — Svensk Bot. Tidskr., 45, 636.

KOLBE, R. W. und GÖLZ, E. 1943. Elektronenmikroskopische Diatomeenstudien. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 61, 91.

PERAGALLO, H. et M. 1897—1908. Diatomées marines de France etc. — Grez-sur-Loing.

THIENEMANN, A. 1950. Verbreitungsgeschichte der Süsswassertierwelt Europas. — Die Binnengewässer, 18.

BOTANISKA NOTISER 1954, HÄFTE 3. LUND

A Physiological Classification of »Shoot Auxins« and »Root Auxins« I.

By BERIT A. M. HANSEN.

Botanical Laboratory, Lund.
(Received June 14, 1954.)

Contents.

Introduction.

Numerous hormone-like growth-regulating compounds have been investigated from both theoretical and practical points of view. Many different kinds of plant materials and techniques have been used. These facts render comparisons difficult or unrealizable. Furthermore we do not know what is included in the concept »growth» which either comprehends total enlargement of a plant or a part of a plant (as in this paper), or is measured as cell elongation of an organ (e.g., the Avena-tests and the pea-test). Increases or decreases of growth can take place in physiologically different ways. Therefore comparisons not only between different works but even between different compounds may be uncertain. In order to overcome at least some of these difficulties the effects of a series of growth regulators (Table 1) have been investigated by a routine method. In connexion with that attention has been devoted even to morphological effects other than mere alterations of cell elongation. These have been referred to their physiological processes, and a proposal of an alteration of the growth terminology has been made based upon these results.

All except two of the compounds investigated have been prepared by Dr. Nils Åke Jönsson, Department of Organic Chemistry, the Royal Institute of Technology, Stockholm, Sweden. Hydratropic acid has been obtained from Prof. Arne Fredga, Department of Organic Chemistry, Uppsala University, Uppsala, Sweden, and decahydronaphthaleneacetic acid from Prof. H. Veldstra, N. V. Amsterdamsche Chininefabriek, Amsterdam, Netherlands. The writer wishes to express her appreciation to all of them.

Methods.

Seeds of Weibull's Eroica wheat were soaked for 24 hours in distilled water. The absence of heavy metals in all water was controlled by testing with dithizone. The seeds were then placed in Petri dishes on wet filter to germinate for two days without light and at 22° C. Well germinated plants with their first three adventitious roots 1—2 cm in length were planted on perforated cork bricks in beakers containing one litre of nutrient solution. This was renewed every day during the treatment, i.e., three days. Each beaker contained 45 wheat plants. The beakers were placed in a constant room with continuous artificial illumination, a temperature of 20.0—20.5° C, and a relative humidity of 23—40 per cent. The solution had the following composition $Ca(NO_3)_2$ 10^{-3} *M*, $MgSO_4$ $5 \cdot 10^{-4}$ *M*, KH_2PO_4 10^{-3} *M*, and H_3BO_3 10^{-4} *M*. The growth-regulating acids were used as water-soluble sodium salts and added to the nutrient solution. Two compounds, cyclohexyloxyacetic acid and α-cyclohexyloxypropionic acid were delivered and used as cyclohexylamine salts. A special test with cyclohexylaminohydrochloride showed that these ions did not cause

Table 1. ***List of compounds, tested in this investigation.*** **The numbers refer to the curves of activity in figures 6—21.**

cyclohexyloxyacetic acid=1
phenylacetic acid=2
phenoxyacetic acid=3
2-methylphenoxyacetic acid=4
2,4-dimethylphenoxyacetic acid=5
2,6-dimethylphenoxyacetic acid=6
2-chlorophenoxyacetic acid=7
4-chlorophenoxyacetic acid=8
2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) =9
3,5-dichlorophenoxyacetic acid=10
2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid=11
2-methyl-4-chlorophenoxyacetic acid (methoxone) =12
2-methyl-6-chlorophenoxyacetic acid=13
2-methyl-4,6-dichlorophenoxyacetic acid=14
1-naphthaleneacetic acid=15
3-indoleacetic acid=16
6-chloro-3-indoleacetic acid=17

α-cyclohexyloxypropionic acid=18
α-phenylpropionic acid=19
α-phenoxypropionic acid=20
α-(2,4-dimethylphenoxy)propionic acid=21
α-(2,6-dimethylphenoxy)propionic acid=22
α-(4-chlorophenoxy)propionic acid=23
α-(2,4-dichlorophenoxy)propionic acid=24
α-(2,4,6-trichlorophenoxy)propionic acid=25
α-3-indolepropionic acid=26

α-cyclohexyloxyisobutyric acid=27
α-phenylisobutyric acid=28
α-phenoxyisobutyric acid=29
α-(2-methylphenoxy)isobutyric acid=30
α-(2,4-dimethylphenoxy)isobutyric acid=31
α-(4-fluorophenoxy)isobutyric acid=32
α-(4-chlorophenoxy)isobutyric acid=33
α-(4-bromophenoxy)isobutyric acid=34
α-(4-iodophenoxy)isobutyric acid=35
α-(2,4-dichlorophenoxy)isobutyric acid=36
α-(2,4,6-trichlorophenoxy)isobutyric acid=37
α-(2-methyl-4,6-dichlorophenoxy)isobutyric acid=38
α-3-indoleisobutyric acid=39

decahydronaphthaleneacetic acid
cyclohexylaminohydrochloride

any growth activity. The pH in the fresh solutions amounted to 5.2 and after 24 hours it had increased to about 6.0. Solutions containing 10^{-4} *M* or more of a growth-regulating compound sometimes had a pH value higher than 5.2 and were then buffered with 0.1 *M* phosphoric acid to the pH of the control. According to the pK of these compounds this increase in pH is of no greater importance. The solutions were aerated the whole time. After three days the lengths of the first three roots and of their epidermal cells were measured and the morphological effects of the compound were studied macro- and microscopically. The root growth was measured as final root length minus initial root length. The number of roots in each concentration was 135. The lengths of twenty cells from each of ten roots, i.e., 200 cells representing one replicate of a series, were measured directly in a microscope without any staining. The cell number was calculated as the average root growth divided by the average cell length.

Root growth and cell numbers have been expressed in the diagrams as per cent of the control in order to overcome the possible variations of time between the different series. Cell lengths have been expressed in μ. All the values which determine the curves of the diagrams are averages between repetitions of the same test. 4 to 13 tests have been made with each compound.

This procedure includes one fault. Cell elongation in intact roots is not constant during the three days but increases (14). The cell lengths were measured in that part of the root, which grew out during the third day. Therefore the values of the cell length are high, compared with those of the root growth, and the calculated cell numbers will be low. In tests with growth substances which do not alter this time curve the values of cell number will

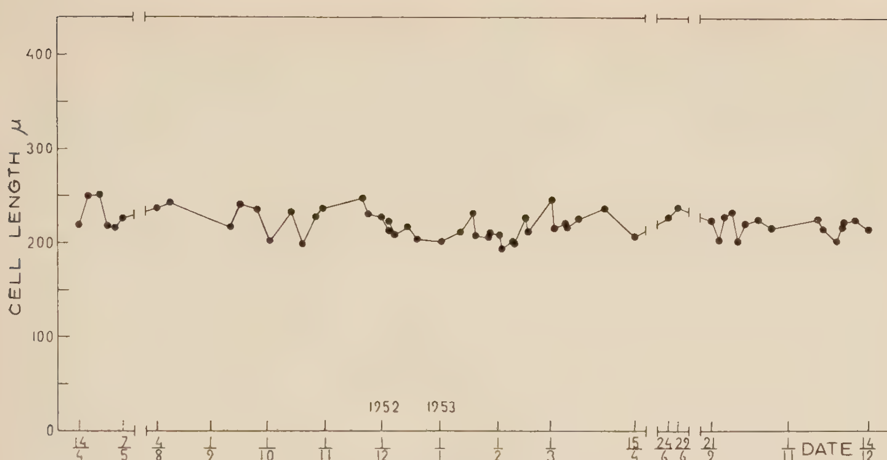


Fig. 1. *The variation of cell lengths in μ between the controls throughout the investigation period.* The variation is within 194 μ—251 μ.

be fairly correct, when expressed in per cent of the control. Closer studies of cell multiplication effects must include an investigation of eventual deviations from this normal time curve.

Results.

I. Growth Observations.

The growth-regulating compounds thus investigated influence the roots in different ways. They act upon their *cell elongation,* their *geotropic response,* the rate of *cell division* and, furthermore, they cause *toxic effects.* These different physiological phenomena will be described in the following together with some selected experiments.

1. Decreased Cell Elongation.

The length of epidermal cells from wheat roots cultured under conditions mentioned above is on an average 221 μ. The average values of the individual series vary from 194 μ to 251 μ (Fig. 1). The cell stretching period of such roots can be shortened by the addition of certain growth regulators. These may stop cell elongation when the cells are about 40 μ long without killing the plants.

The breadth of inhibited cells as well as their general appearance does not differ from the controls. During the entire experimental period the cell breadth has been about 20 μ.

As a consequence of inhibited elongation of epidermal cells root hairs

are numerously developed. They may become longer than the hairs of the control roots. The roots will thus have a brush-like appearance.

Phenylacetic acid is an example of this type of growth compounds. The cell elongation of roots grown in a nutrient solution containing 10^{-6} *M* phenylacetic acid differs in no way from the control roots. Cell elongation of roots grown in 10^{-5} *M* phenylacetic acid is slightly inhibited. On three different occasions it has been measured as 178 μ, 169 μ and 191 μ. A stronger inhibition is produced by a 10^{-4} *M* solution. The cell lengths of two identical treatments were 121 μ and 138 μ. The roots are killed by a $3 \cdot 10^{-4}$ *M* solution (Fig. 6).

Often the plants survive even if their three first roots have been killed. As they still are nourished from their endosperms, they are able to form new roots. These new roots are highly insensitive to growth substances and the plants may therefore survive.

In rare cases the three first roots may adapt themselves to compounds which inhibit cell elongation in sublethal concentrations. When plants are transferred to a 10^{-4} *M* solution of phenylacetic acid, the cell elongation of their roots is highly inhibited during the first hours. Then cell elongation is increased until the solution is renewed. The fresh solution causes a new inhibition. Such a periodical variation will make it difficult to obtain good average values of cell lengths. This adaption or inactivation occurs, besides in solutions of phenylacetic acid, also in solutions of α-3-indoleacetic acid but not when any of the other substances are employed. This phenomenon has former by been observed when using flowing solutions and cannot be due to insufficient quantities of the substance (11).

Substances other than phenylacetic acid which inhibit cell elongation may act in weaker concentrations, but the morphological course of inhibition is the same as has been reported in the foregoing. According to the literature some compounds belonging to this group can under certain conditions give rise to a weakly increased cell elongation of roots in very dilute solutions. This phenomenon has not occurred in the present investigation.

2. Increased Cell Elongation.

As well as the cell elongation period can be shortened by the addition of certain growth regulators to the medium of the roots, it can also be lengthened by the addition of other similar compounds. Then the cell elongation continues beyond what is normal for untreated roots. The

average cell length of roots treated in this manner may rise to about 390 μ before elongation is completed (Fig. 9).

The activity of α-phenoxyisobutyric acid first shown by BURSTÖM (14) exemplifies this. Cell elongation of roots grown in nutrient solution containing 10^{-6} *M* α-phenoxyisobutyric acid does not significantly differ from that of the controls. On two occasions it amounted to 264 μ and 224 μ. These lengths are almost within the variation of the controls which is 194—251 μ. The cell lengths of roots in 10^{-5} *M* phenoxyisobutyric acid in four identical treatments were 293 μ, 320 μ, 298 μ, and 302 μ. A $3 \cdot 10^{-5}$ *M* solution gave a length of 326 μ and 10^{-4} *M* gave 386 μ. A solution of $3 \cdot 10^{-4}$ *M* phenoxyisobutyric acid killed the roots. Even in such a high concentration as 10^{-4} *M*, when the root length becomes shorter than the controls, depending on the inhibition of cell division (Fig. 19), this cell stretching ability is thus maintained (Fig. 9). The elongated cells have their normal breadth and their general appearance corresponds to that of the controls. When cell elongation is promoted in this way, the length of the root hairs decreases. Often at maximal elongation no root hairs are formed whatsoever.

3. Antagonism.

If roots grow in a nutrient solution containing both one compound which decreases and one which increases cell elongation, this growth will be intermediate (15). Moreover, if such an inhibiting or stimulating compound is added together with other compounds, which alone are inactive, the elongation effect of the first one can be weakened (34) (Fig. 14). However no growth effects other than elongation have been observed after such treatments. Other morphological observations which have been made are the same as those described under the headings of Decreased and Increased Cell Elongation.

4. Increased Positive Geotropism.

Variations in geotropic response of roots are also included in growth. Untreated roots growing in nutrient solution are positively geotropic. They are not straight, however, but grow irregularly in different directions. This may depend partly upon local disturbances of cell elongation which give rise to sudden crookings of the roots, although the roots grow downwards the whole time (Figs. 2 A, 3 A, 5 A).

The geotropic response of roots with a shortened period of cell elongation is about the same. No deviations have been observed.

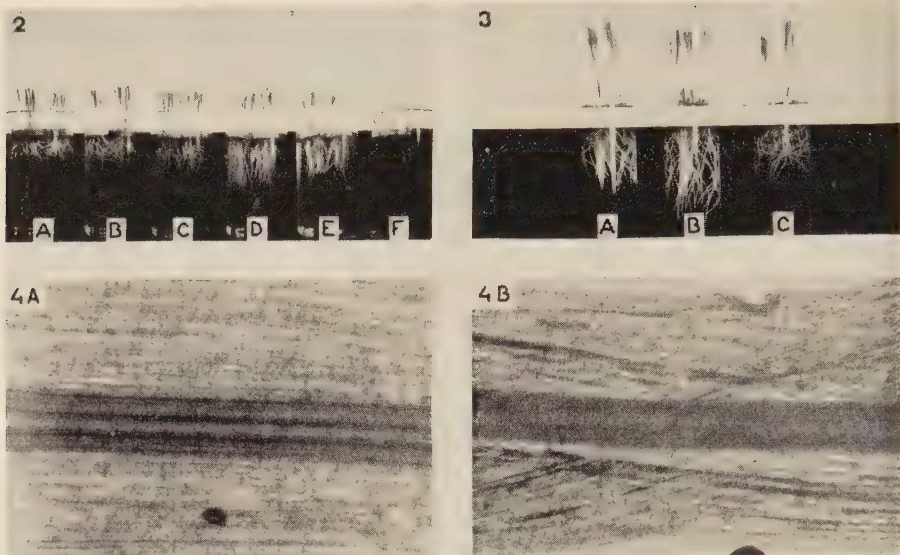


Fig. 2. *The growth action of α-(2-methyl-4,6-dichlorophenoxy)isobutyric acid, showing increased positive geotropism and toxicity.* 3-day-old plants. pH 5.2 at the start and 6.0 at the end of the experiment. A=control. $B=10^{-8}\,M$ of the acid. No growth alterations. $C=10^{-7}\,M$, $D=10^{-6}\,M$, and $E=10^{-5}\,M$. C-E show (i) increased root growth, depending on accelerated cell multiplication and cell elongation, (ii) increased positive geotropic response of the roots, and (iii) no shoot alterations. $F=10^{-4}\,M$. Toxic effects. Roots have been killed and shoots are strongly inhibited.

Fig. 3. *The growth action of α-3-indoleisobutyric acid, showing »ageotropism».* A=control. $B=10^{-6}\,M$ of the acid. Increased root length (159 per cent) and somewhat increased positive geotropism of the roots. $C=10^{-5}\,M$. Increased root length (154 per cent) and »ageotropism», i.e., roots grow in all directions.

Fig. 4. *Spiralization of roots with increased positive geotropism.* A=control root with straight rows of epidermal cells. B=treated root with spiralized epidermal cell rows. The darker part in the centre is the stele.

Roots with promoted cell elongation but without any signs of toxicity deviate macroscopically from the controls. Their positive geotropic response increases as their cell length increases. Roots with maximal cell length grow almost vertically without the crookings which characterize the controls (Figs. 2 B—E, 3 B, 5 B). Such an increase of the positive geotropism has not been observed on roots with normal or inhibited cell elongation.

A detailed investigation of geotropism has been performed at this laboratory by RUFELT (43). He found a positive geotropic reaction in normal roots and another one which is antagonistic thereto. This coun-

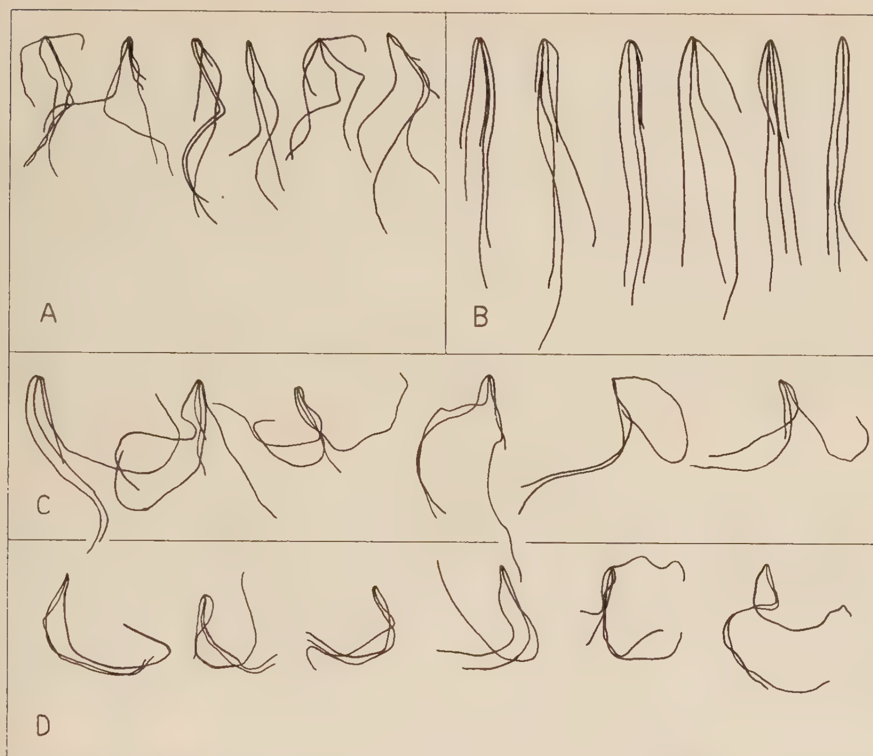


Fig. 5. *Different geotropic response of roots.* A=untreated roots. B—D=roots, treated with α-3-indoleisobutyric acid, $B=3\cdot10^{-6}$ *M*, $C=10^{-5}$ *M*, $D=3\cdot10^{-5}$ *M*. *A* shows positive geotropic response of untreated roots. *B* shows increased positive geotropism, connected with increased cell elongation. *C* and to a greater extent *D* show »ageotropism», connected with incipient toxicity.

teraction is eliminated by α-(4-chlorophenoxy) isobutyric acid and the result will be more pronounced with roots exhibiting positive geotropism. This has also been observed here.

Often the increased positive geotropic response is correlated to a microscopic effect. The outer parts of the roots grow in spirals around their stele. Thus a row of epidermal cells is not straight as the controls (Fig. 4 A) but spiralized (Fig. 4 B).

5. »Ageotropism».

Some of the compounds which prolong the cell elongation period cause another geotropic effect. This is observed in high, weakly toxic

concentrations when root length is decreasing much more than cell length, which even may increase (Fig. 15). It manifests itself as a loss of geotropic response of the roots. Thus the roots grow in all directions not irregularly wound as the controls but bent in smooth curves (Figs. 3 C, 5 C—D). They may even grow upwards and reach the surface of the nutrient solution. Thus B in figure 3 is 159 and C is 154 per cent of the control although the roots in C are so curled that they seem to be as short as the control.

The theoretical background of this phenomenon is not known. It is impossible to say, whether it is a real loss of geotropism or an increased negative geotropic reaction. The phenomenon has therefore been called »ageotropism» from a morphological point of view.

6. Cell Multiplication.

Cell elongation and cell multiplication may be independent of each other (12, 13). This has also been observed in the present investigation in some cases (Figs. 16—21). Elongation and multiplication may also be related to each other, either so that they change the bulk growth in the same direction or so that they counteract each other. A further analysis of the present material lends support to the notion that a relation between the two processes can exist.

Compounds which inhibit elongation also inhibit cell multiplication. An example of this is phenylacetic acid, the elongation effects of which have been reported above. A 10^{-6} M solution did not influence elongation or multiplication which amounted to 105 per cent. The average number of a control is 180 cells. A 10^{-5} M solution inhibited both processes. The cell numbers corresponding to the values for elongation amounted to 97, 67, and 89 per cent of their controls. A 10^{-4} M solution of the acid more strongly inhibited elongation and the corresponding cell numbers were 39 and 70 per cent. The variation of cell numbers in otherwise identical treatments are here consistently greater than the variation of cell elongation. This has even earlier been observed (12). However, *all the substances inhibiting cell elongation tested here, also inhibit cell multiplication* (Figs. 16, 17).

Compounds which promote cell elongation can also promote cell multiplication, which is exemplified by α-phenoxyisobutyric acid (see above). A 10^{-6} M solution had no effect on elongation or multiplication. The cell numbers amounted to 97 and 95 per cent. A 10^{-5} M solution of the acid promoted elongation and increased the rate of cell multiplica-

tion to 129, 105, 114, and 124 per cent respectively. The average cell number of roots in a $3 \cdot 10^{-5}$ *M* solution was 118 per cent.

Not every promotor of cell elongation increased cell multiplication (Figs. 18—20). Varying results have been obtained with different compounds and in different series of the same compounds, although, *none of them have significantly decreased the rate of cell multiplication.*

The foregoing results show how elongation and multiplication change the bulk growth in the same direction. How these two processes may counteract each other is exemplified by tests with sublethal concentrations of promotors of elongation. A 10^{-4} *M* solution of α-phenoxyisobutyric acid, which increased cell elongation to 185 per cent, strongly decreased the cell numbers which amounted to only 52 per cent of the control. A $3 \cdot 10^{-4}$ *M* solution of the acid was lethal.

All compounds when non-toxic either inhibit or promote cell multiplication or do not interfere with it at all. When they are used in so high concentrations that toxicity occurs cell multiplication is inhibited. It is impossible at this stage to decide whether inhibited cell multiplication caused by morphologically non-toxic concentrations of compounds which inhibit cell elongation is a separate process or the very first results of what here is called toxicity.

7. Toxicity.

All growth regulators tested here cause toxic effects in high concentrations, independent of the other morphological effects they may exert. The symptoms of toxicity do not appear in tests with low but active concentrations. When the concentration is increased they occur very suddenly and both shoot and root growth are inhibited. The leaves do not develop normally and the roots become thin and transparent. Root hairs evolve irregularly. The average cell elongation generally decreases but the variation of length of the individual cells increases. As has already been mentioned, cell division is strongly inhibited. In still stronger solutions all root growth is stopped and, if the plants cannot adapt themselves to the medium, they will die.

II. Connexions between the Different Growth Responses and the Chemical Structure of the Compounds.

There are connexions between the different growth observations related here and the chemical structures of the growth-regulating substances employed. According to the requirements for growth activity

Table 2. ***Structure of the compounds used.*** **Compounds marked with * have also been used with methylated or chlorinated rings. The asymmetric compounds are racemic.**

Acid chains	Ring systems ± oxygen bridge				
	cyclohexyloxy-	phenyl-	phenoxy-	1-naphthalene-	3-indole-
acetic acid	+	+	+ *	+	+ *
α-propionic acid ...	+	+	+ *		+
α-isobutyric acid	+	+	+ *		+

laid down by KOEPFLI, THIMANN, and WENT (26), later evolved and discussed by many others the compounds consist of a ring system, even without double bonds, and a side chain, which ends with a carboxyl group (Table 2). The acids investigated here have all been α-substituted. In most cases there has been an oxygen atom between the ring and the acid chain. As rings cyclohexene, benzene, naphthalene, and indole have been used. The side chain has consisted of acetic, propionic, or isobutyric acid. The racemic form of the asymmetric substances has been employed. The phenoxyalkylcarboxylic acids have been substituted, i.e., halogenated or methylated in their *ortho-* and *para*-positions, and 3-indoleacetic acid has also been chlorinated. Some naphthalenealkylcarboxylic acids, lacking in table 2, will be reported in a separate paper in order to make the table more complete.

Definitions.

Auxins are generally defined as growth substances characterized by their capacity to induce elongation in shoot cells. If the concept auxin effect means influence upon certain groups of growth processes, the concept antiauxin effect should linguistically mean influence upon these or parallel processes which produce the opposite results. Therefore, in this paper the concept antiauxin is used for compounds which inhibit shoot cell elongation and stimulate root cell elongation without the presence of externally added auxins. This means that *antiauxins counteract the endogenous auxins of plants.* Later these concepts will be slightly altered, but for the time being they will be used in this sense.

Compounds which inhibit one or both of these two effects (auxin and antiauxin effects) but have no effect when added alone, are called *antagonists,* auxin antagonists or antiauxin antagonists. *They antagonize only externally added growth-active compounds.* Thus, for example, an auxin may be antagonist to another auxin (22, 44). Inactive com-

pounds may be auxin antagonists as well as antiauxin antagonists (34, 69, this paper).

Of course nothing precludes an antiauxin from also being an antagonist (15). The antiauxin may counteract both endogenous auxins and externally added ones. Antagonist is a more comprehensive concept than antiauxin. The counteraction of an antagonist can be, e.g., inhibition of the absorption of an auxin or an antiauxin, or it may block the transport. *Thus it is not necessary that they interfere with growth reactions.*

However, the main problem has been to determine the effects of the synthetic compounds upon the *natural* growth of roots, i.e., their activity as auxins or antiauxins. When only their morphological activities have been noted and not their biochemical, the concept auxin and antiauxin are used from a morphological point of view. Whether the biochemical reactions which result in morphological auxin and antiauxin effects also are parallel but opposite reactions, so that the concept antiauxin can be applied even from this point of view, can not be inferred from this investigation. This may not necessarily be the case (43).

1—2. Cell Elongation.

The substances which have been tested here inhibit or promote cell elongation of wheat roots as has been previously described, or they are inactive. An account of this and the references in the literature which have been available to the author will be given.

Survey of the Literature.

The references in table 3 have been classified according to the different test methods, which are used in order to measure different kinds of elongation in plants. Growth tests which include growth phenomena other than elongation, e.g., initiation of roots, parthenocarpy, modification of organs, abscission, bud development, or seed germination have been placed in the last column. Growth substances which have been defined as auxins are marked off in italic type in the table. Compounds which have been defined as antiauxins, are marked off in bold-faced type, and inactive compounds in common type.

As is seen in the table the references from the literature agree fairly well. *Every compound which decreases root cell elongation in this paper is without exception called an auxin in the literature.* WEINTRAUB reports 2,4-D as an antagonist to indoleacetic acid (59). To what extent the growth-inhibiting compounds tested here belong to one or more groups

Table 3. ***Survey of the activity of the compounds, found in the literature and in the present study.*** The references have been classified according to the different tests. Tests which not directly include cell elongation have been

Compounds	Types of tests		
	Avena curvature	Avena cylinder	Pea curvature
1. cyclohexyloxyacetic acid			
2. phenylacetic acid	*19, 50, 61*	*19, 36, 50, 51, 60, 61, 71*	*9, 19, 26, 50, 51, 60,*
3. phenoxyacetic acid	*41*, 56	18, **25**, *36*, *41*, 56, 58	18, 41, 48, *54**, 5
4. 2-methylphenoxyacetic acid			
5. 2,4-dimethylphenoxyacetic acid			
6. 2,6-dimethylphenoxyacetic acid			
7. 2-chlorophenoxyacetic acid	*41, 56*	*18, 36, 41, 56, 58*	*18, 41, 48, 54, 58*
8. 4-chlorophenoxyacetic acid	*41, 56*	*18, 25, 36, 41, 56, 58*	*18, 41, 48, 54, 57,*
9. 2,4-dichlorophenoxyacetic acid	*4, 18, 41, 56*	*6, 18, 32, 34, 35, 36 41, 56, 57, 58, 71*	*18, 41, 42, 48, 49 54, 58*
10. 3,5-dichlorophenoxyacetic acid		58	49, *58**
11. 2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid		34, 36, 58	*49**, 54, 57*, *58**
12. 2-methyl-4-chlorophenoxyacetic acid	*18, 41, 56*	*18, 41, 56*	*18, 41*
13. 2-methyl-6-chlorophenoxyacetic acid			
14. 2-methyl-4,6-dichlorophenoxyacetic acid		20	
15. 1-naphthaleneacetic acid	*4, 5, 50, 61*	*50, 51, 60, 61, 71*	*26?, 42, 50, 51, 5 54, 60, 61*
16. 3-indoleacetic acid	*4, 5, 19, 27, 29, 47, 50, 61*	*6, 19, 34, 35, 36, 47 50, 51, 60, 61, 71*	*9, 19, 24, 26, 42, 4 49, 50, 51, 53, 60,*
17. 6-chloro-3-indoleacetic acid			*24*
18. α-cyclohexyloxypropionic acid			
19. α-phenylpropionic acid			*26*
20. α-phenoxypropionic acid	*18, 41, 56*	*18, 25, 41, 56*	*18, 41*
21. α-(2,4-dimethylphenoxy)propionic acid			
22. α-(2,6-dimethylphenoxy)propionic acid			
23. α-(4-chlorophenoxy)propionic acid	*18, 41, 56*	*18, 41, 56*	*18, 41*
24. α-(2,4-dichlorophenoxy)propionic acid	*18, 41, 56*	*18, 41, 45, 56*	*18, 41, 45, 48*
25. α-(2,4,6-trichlorophenoxy)propionic acid			
26. α-3-indolepropionic acid	*27, 28*	*28*	*26*
27. α-cyclohexyloxyisobutyric acid			
28. α-phenylisobutyric acid			26, 62
29. α-phenoxyisobutyric acid	18, 41, 56	18, 41, 56	18, 41
30. α-(2-methylphenoxy)isobutyric acid			
31. α-(2,4-dimethylphenoxy)isobutyric acid			
32. α-(4-fluorophenoxy)isobutyric acid			
33. α-(4-chlorophenoxy)isobutyric acid	18, 41, 56	18, 35, 41, 56	18, 41
34. α-(4-bromophenoxy)isobutyric acid			
35. α-(4-iodophenoxy)isobutyric acid			
36. α-(2,4-dichlorophenoxy)isobutyric acid	18, 41, 56	18, 35, 41, 56	*18*
37. α-(2,4,6-trichlorophenoxy)isobutyric acid			
38. α-(2-methyl-4,6-dichlorophenoxy)isobutyric acid			
39. α-3-indoleisobutyric acid			

collected in the last column. Auxins (shoot auxins) have been marked off in italic type (*00*), antiauxins (root auxins) in bold-faced type (**00**), and inactive compounds in common type (00). Symbol: * = very weak activity.

	Types of tests				
	Pea cylinder	Root growth	Root cell elongation	Fig.	Other growth tests
1				**8**	
2	*51*	*10, 69, 70*		*6*	*38, 64, 66*
3		*3**, **32**, 39, *52**, 69, 70	15	**6**	18, **32**, 40, 41, 56, *63**, *65**
4		*52*		*6*	*22, 38*
5		*52*		*6*	*38, 63*
6				11	
7		*31, 52*		*6*	*18, 22, 31, 38, 40, 41, 56, 63, 65*
8		*31, 52*		*6*	*1, 18, 31, 38, 40, 41, 56, 63, 65*
9	*42*	*2, 3, 31, 32, 39, 52, 67, 68, 69, 70*		*6*	*1, 7, 8, 18, 23, 31, 32, 38, 40, 41, 46, 56, 59, 63, 65*
10		*31**, *52*		**6**	31
11		*31**, *52*		11	31, *38*, 63
12		*3, 52, 70*		*6*	*1, 7, 8, 18, 22, 38, 41, 46, 56*
13		*52*		13	*22*
14		52		11	22
15	*42, 51*	*10, 39, 67, 68, 70*	*10A, 15, 16, 17*	*6*	*23, 32, 38, 53, 63, 64, 66*
16	*42, 51*	*3, 10, 30, 32, 33, 39, 67, 68, 69, 70*	*11, 12*	*12*	*23, 24, 32, 33, 38, 43, 53, 64, 66*
17				*6*	*24*
18				**8**	
19		*10*		*7*	
20		*69, 70*	*15*	*7*	*18, 38, 40, 41, 56, 63*
21				*7*	*38, 63*
22				**7**	
23			*15*	*7*	*18, 38, 40, 41, 56, 63*
24		*70*	*15*	*7*	*18, 23, 38, 40, 41, 46, 56, 63*
25				**7**	46, 63
26		*10, 70*		*7*	*38*
27				**8**	
28		10		**9**	
29		**69, 70**	**14, 15, 17**	**9**	18, 40, 41, 56
30				**9**	
31				**9**	
32				**10**	
33			**10A, 12, 13, 14, 16**	**9, 10**	18, 40, 41, **43**, 56
34				**10**	
35				**10**	
36			**14**	**9**	18, 40, *41*, 56
37			**14**	**9**	
38				**9**	
39			**13, 14**	**9**	

of activity and — if the latter should be the case — the relations of these groups to each other are not to be discussed on the basis of the present investigation.

Among the compounds which promote root cell elongation and thus are called antiauxins, the following ones have not been found in the literature:

cyclohexyloxyacetic acid
α-(cyclohexyloxy)propionic acid
α-(cyclohexyloxy)isobutyric acid
α-(2,6-dimethylphenoxy)propionic acid
α-(2-methylphenoxy)isobutyric acid
α-(2,4-dimethylphenoxy)isobutyric acid

Figs. 6—11. *Root cell elongation activity in* μ. Cell elongation of control roots varies between 194 μ and 251 μ and is marked with horizontal lines. Compounds which inhibit normal elongation are auxins (shoot auxins), and those which increase cell elongation to more than 251 μ are antiauxins (root auxins).

Fig. 6. *Active acetic acids* (besides 3-indoleacetic acid).

2. phenylacetic acid
3. phenoxyacetic acid
4. 2-methylphenoxyacetic acid
5. 2,4-dimethylphenoxyacetic acid
7. 2-chlorophenoxyacetic acid
8. 4-chlorophenoxyacetic acid
9. 2,4-dichlorophenoxyacetic acid
10. 3,5-dichlorophenoxyacetic acid
12. 2-methyl-4-chlorophenoxyacetic acid
15. 1-naphthaleneacetic acid
17. 6-chloro-3-indoleacetic acid

Fig. 7. *Propionic acids.*

19. α-phenylpropionic acid
20. α-phenoxypropionic acid
21. α-(2,4-dimethylphenoxy)propionic acid
22. α-(2,6-dimethylphenoxy)propionic acid
23. α-(4-chlorophenoxy)propionic acid
24. α-(2,4-dichlorophenoxy)propionic acid
25. α-(2,4,6-trichlorophenoxy)propionic acid
26. α-3-indolepropionic acid

Fig. 8. *Cyclohexyloxy acids.*

1. cyclohexyloxyacetic acid
18. α-cyclohexyloxypropionic acid
27. α-cyclohexyloxyisobutyric acid

Fig. 9. *Isobutyric acids.*

28. α-phenylisobutyric acid
29. α-phenoxyisobutyric acid
30. α-(2-methylphenoxy)isobutyric acid
31. α-(2,4-dimethylphenoxy)isobutyric acid
33. α-(4-chlorophenoxy)isobutyric acid
36. α-(2,4-dichlorophenoxy)isobutyric acid
37. α-(2,4,6-trichlorophenoxy)isobutyric acid
38. α-(2-methyl-4,6-dichlorophenoxy)-isobutyric acid
39. α-3-indoleisobutyric acid

Fig. 10. *Halogenated isobutyric acids.*

32. α-(4-fluorophenoxy)isobutyric acid
33. α-(4-chlorophenoxy)isobutyric acid
34. α-(4-bromophenoxy)isobutyric acid
35. α-(4-iodophenoxy)isobutyric acid

Fig. 11. *Inactive diorthosubstituted phenoxyacetic acids.*

6. 2,6-dimethylphenoxyacetic acid
11. 2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid
14. 2-methyl-4,6-dichlorophenoxyacetic acid

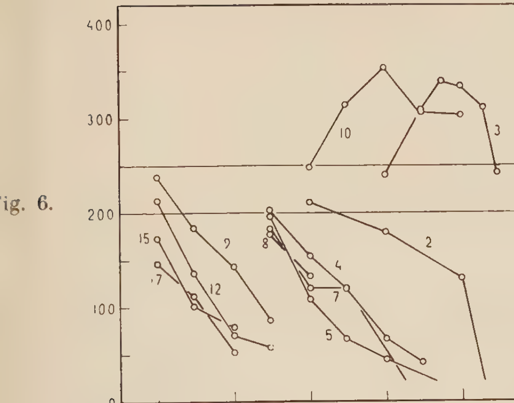


Fig. 6.

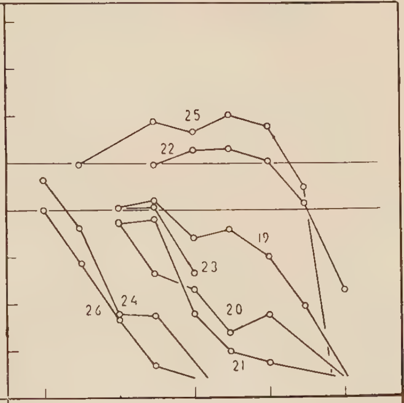


Fig. 7.

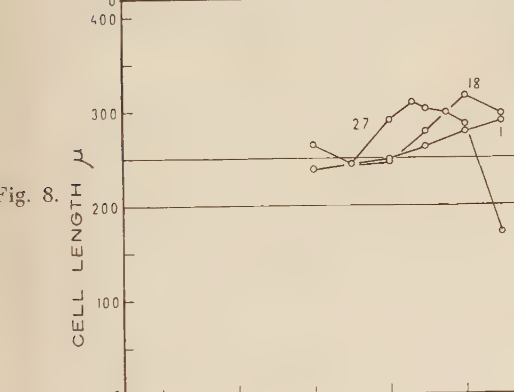


Fig. 8.

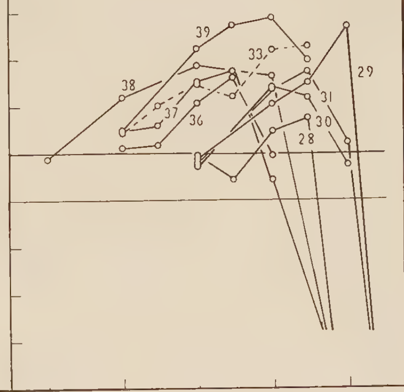


Fig. 9.

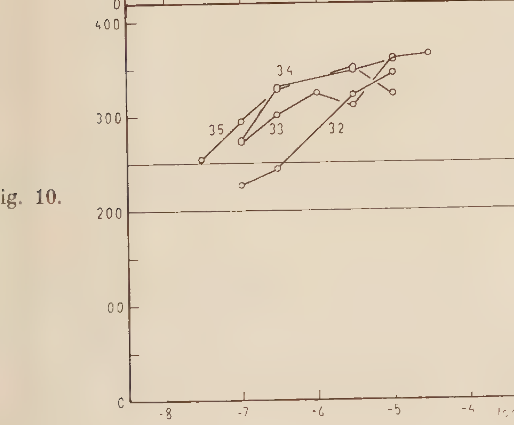


Fig. 10.

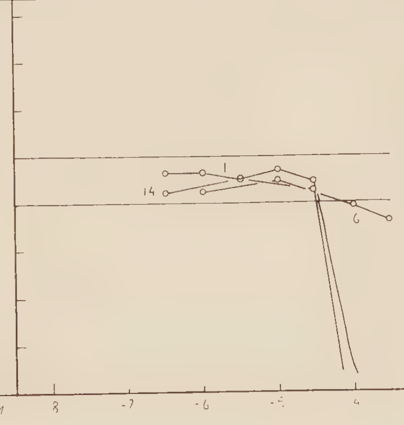


Fig. 11.

α-(4-fluorophenoxy)isobutyric acid
α-(4-bromophenoxy)isobutyric acid
α-(4-iodophenoxy)isobutyric acid
α-(2-methyl-4,6-dichlorophenoxy)isobutyric acid.

Cyclohexanealkylcarboxylic acids without the oxygen bridge have been tested and found inactive.

With regard to the experiences of the purity of growth substances, reservations must be made for the activity of α-(2,6-dimethylphenoxy) propionic acid. Its maximal cell elongation amounted to 117 per cent (control = 100 per cent), i.e., it is lower than that of all other antiauxins. The result is, nevertheless, fairly repeatable and does not depend upon irrelevant conditions. It is possible that the substance is inactive and that the sample used contained a certain percentage of antiauxins as impurities. According to the definitions established this acid will until further notice be called an antiauxin.

The following compounds, which have been found to be antiauxins in this investigation, have been tested earlier but with diverging results:

1. *Phenoxyacetic acid.* When used in shoot tests phenoxyacetic acid has been found either inactive (18, 41, 48, 56, 58) or a weak auxin (36, 41, 54, 63, 65). Twice an inhibiting activity has been observed (25, 32). In root tests phenoxyacetic acid has in most cases been found inactive (15, 39, 69, 70). AUDUS (3) has worked with inhibiting concentrations. These were high (30 p.p.m. and 100 p.p.m.) and it cannot be decided whether the inhibition is a mere auxin activity or a toxic inhibition which is caused even by antiauxins and otherwise inactive compounds. LINSER (32) has found a slight stimulating effect upon root growth. In this investigation a maximal cell elongation of 156 per cent was found (control = 100 per cent). Not even $3 \cdot 10^{-4}$ *M* acid caused inhibition of cell elongation (Fig. 6). Inhibition of root growth has been observed and it depended wholly upon decreased cell multiplication (Fig. 16). Therefore phenoxyacetic acid is classified as an antiauxin in this paper.

2. *3,5-dichlorophenoxyacetic acid.* This acid has been found inactive or practically inactive in shoot tests (49, 58). In root tests it is found to have inhibiting effects (31, 52). When studying epidermal cell elongation of wheat roots 3,5-dichlorophenoxyacetic acid acts in the same way as phenoxyacetic acid, i.e., as an antiauxin. Maximal cell elongation was 353 μ or 164 per cent (Fig. 6).

3. *α-(2,4,6-trichlorophenoxy)propionic acid* has been investigated by

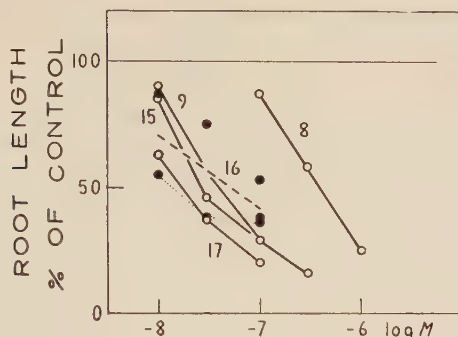


Fig. 12. *Root length inhibition, caused by 3-indoleacetic acid,* showing the great variation between different identical treatments, depending on adaptation. ○ = values of root length of plants, treated with substances 8, 9, 15, or 17, in per cent of the controls (control = 100). ● = values of root length of plants, treated with 3-indoleacetic acid. (......) represents treatments at the same occasion. The average curve has been drawn (- - -). The acid has about the same activity as substances 9, 15 and 17.

8. 4-chlorophenoxyacetic acid
9. 2,4-dichlorophenoxyacetic acid
15. 1-naphthaleneacetic acid
16. 3-indoleacetic acid
17. 6-chloro-3-indoleacetic acid

Synerholm and Zimmerman in their tomato tests and it caused no cell elongation (46, 63). In the present investigation this acid was active as an antiauxin. It caused a maximal cell elongation of 301 μ or 134 per cent (Fig. 7).

4. *α-phenoxyisobutyric acids* have been found to be inactive in shoot tests (18, 26, 35, 41, 56, 62) except in one case. The physiologists at Wye found a very weak auxin activity when using α-(2,4-dichlorophenoxy)isobutyric acid (18, 41). In one case, in the root tests, α-phenylisobutyric acid is classified as not inhibiting (10). Nothing is said about possible positive effects. In all other cases the investigated isobutyric acids have been reported as antiauxins (10 A, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 43, 69, 70) as is the case in this paper (Figs. 8—10).

Further Results.

The foregoing results led to further studies, mainly comparisons between the activity of the different compounds, and of the different parts of the compounds.

α. *Substitutions of the side chain.* — The acetic acids are thus either inhibitors or promotors. Phenoxyacetic acids may be inactivated by diorthosubstitutions of the ring. The propionic acids are also both in-

hibitors and promotors. The isobutyric acids are all promotors. Thus *the type of acid chain does not alone determine the qualitative effect of the substance.*

β. *Importance of the ring systems.* — An effect which may determine qualitative activity is saturation of the ring system. *The three acids with saturated rings,* i.e., cyclohexyloxyacetic acid, α-cyclohexyloxypropionic acid and α-cyclohexyloxyisobutyric acid, *promote cell elongation.* The saturated acetic acid has a very weak activity. The propionic acid is more active and the cyclohexyloxyisobutyric acid has about the same activity as phenoxyisobutyric acid (Fig. 8). It may be mentioned in this connexion that decahydronaphthaleneacetic acid has no such anti-auxin activity.

One factor which influences the quantitative activity of the growth substances is the size of their ring system. *The three 3-indolealkyl-carboxylic acids are more active* (up to about 100 times) *than the unsubstituted phenyl- and phenoxyalkylcarboxylic ones,* either they inhibit or promote elongation (Figs. 7, 9, 12). The effects of 3-indole-acetic acid is not accounted for in figure 6 or figure 16, because of its adaptative ability. Only total root growth has been plotted in figure 12. Although the values are fluctuating, root growth is inhibited by 3-indoleacetic acid to about the same extent as by 1-naphthaleneacetic acid.

The phenylalkylcarboxylic acids all have weak activity. Both phenyl-propionic and phenylisobutyric acid require higher concentrations than the corresponding phenoxysubstances in order to give the same effect (Figs. 7, 9). Phenylacetic acid is difficult to compare with phenoxy-acetic acid this way as the former inhibits and the latter promotes cell elongation, nevertheless their activities are weak.

γ. *Substitutions of the ring system.* — Even *methylation* and *halogenation* of the rings influence the activity of the compounds. Two types of comparisons have been made, firstly the activity of different substitutions within each of the three acid groups, secondly the activity of correspondingly substituted acids.

γ_1. *Quantitative comparisons within each acid group.* — The activity of the substituted *phenoxyacetic acids* may be divided into *three groups* (Table 4 A). The figures in this and the following tables (5—8) should be only vertically compared. Each column represents one series.

To the first group belong 2-methyl-, 2,4-dimethyl-, and 4-chloro-phenoxyacetic acid.

To the second group belong 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D)

Table 4 A—C. ***The elongation activity of substituted phenoxy- and indoleacetic acids.*** **The values are only vertically comparable. Control values = 194µ — 251µ (Fig. 1).**

Table 4 A. ***Phenoxyacetic acids.*** **Cell elongation in µ. The acids are divided into three groups: (I) weakly active, (II) highly active, and (III) inactive.**

Compounds	Molarity				
	$3 \cdot 10^{-7}$	$3 \cdot 10^{-7}$	$3 \cdot 10^{-7}$	10^{-6}	$3 \cdot 10^{-6}$
I					
2-methylphenoxyacetic acid		192	192		132
2,4-dimethylphenoxyacetic acid	234	180	177	108	
4-chlorophenoxyacetic acid	206	178	147	126	
II					
2,4-dichlorophenoxyacetic acid...............	106	81	75		
2-methyl-4-chlorophenoxyacetic acid		53	61		
III					
2-methyl-4,6-dichlorophenoxyacetic acid		216	206		226

Table 4 B. ***Further comparisons between 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) and 2-methyl-4-chlorophenoxyacetic acid (methoxone).*** **Cell elongation in µ, showing methoxone as the more active inhibitor.**

Compounds	Molarity			
	10^{-8}	$3 \cdot 10^{-8}$	10^{-7}	$3 \cdot 10^{-7}$
2,4-dichlorophenoxyacetic acid *(2,4-D)*	238	184	166	80
2-methyl-4-chlorophenoxyacetic acid *(methoxone)*...	213	136	70	56

Table 4 C. ***Indoleacetic acids.*** **Chlorination increases the activity of 3-indoleacetic acid.**

Compounds	Cell length in µ at *M*		Root growth in per cent of the controls at *M*			
	$3 \cdot 10^{-8}$	10^{-7}	10^{-8}	$3 \cdot 10^{-8}$	10^{-7}	10^{-7}
3-indoleacetic acid...............	196	196	87	75	38	53
6-chloro-3-indoleacetic acid...	112	52	63	37	19	20

and 2-methyl-4-chlorophenoxyacetic acid (methoxone), both of which are more inhibiting than the others (Table 4 A, Fig. 6). Some tests have been made in order to investigate the differences between these two herbicides (Table 4 B). This has been done several times before by other physiologists (1, 3, 7, 8, 18, 38, 41, 46, 52, 56, 70). Their results are sometimes contradictory which may depend on different methods or plant material, on varying purity of the different samples, and also on

Table 5. ***The cell elongation activity of substituted α-phenoxypropionic acids.*** **Cell elongation in μ. The values are only vertically comparable. The acids are divided into two groups: (I) weakly active, and (II) highly active.**

Compounds	Molarity						
	10^{-7}	10^{-7}	$3 \cdot 10^{-7}$	10^{-6}	10^{-6}	10^{-6}	10^{-6}
I.							
α-phenoxypropionic acid	205	157		155	118	100	113
α-(2,4-dimethylphenoxy)propionic acid	198		207		94		91
α-(4-chlorophenoxy)propionic acid ..	202		203	187	135	97	113
II.							
α-(2,4-dichlorophenoxy)propionic acid	78	91	112				

what they include in the concept of hormonal effects. In this investigation methoxone inhibited elongation of epidermal cells of wheat roots more strongly than 2,4-D. Nevertheless total root growth was most inhibited by 2,4-D depending on decreased cell division.

To the third group belongs 2-methyl-4,6-dichlorophenoxyacetic acid, which is inactive alone (Table 4 A). Even the other three diorthosubstituted phenoxyacetic acids, i.e., 2,6-dimethyl-, 2-methyl-6-chloro-, and 2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid belong to this group (Figs. 11, 13). Comparisons between 3-indoleacetic acid and 6-chloro-3-indoleacetic acid show that even this chlorination increases the ability of inhibiting cell elongation (Table 4 C) (24).

The *phenoxypropionic acids* may be classified in a similar way into *two groups*. Unsubstituted phenoxypropionic acid, 2,4-dimethyl-, and 4-chlorophenoxypropionic acid have about the same inhibiting activity upon cell elongation (Table 5, Fig. 7), whereas 2,4-dichlorophenoxypropionic acid is more strongly inhibiting. It is remarkable that 2,4,6-trichlorophenoxypropionic acid is neither an inhibitor, nor an inactive compound as the corresponding acetic acid, but promotes cell elongation (Fig. 7).

Methylated and halogenated *phenoxyisobutyric acids* promote cell elongation as does the phenoxyisobutyric acid itself. This acid and the 2-methyl-, and 2,4-dimethylphenoxyisobutyric acids have about the same activity (Table 6). When chlorinated, the activity is increased. The 4-chloro-, 2,4-dichloro-, 2,4,6-trichloro-, and 2-methyl-4,6-dichlorophenoxyisobutyric acids are exemples of this (Table 6, Fig. 9). These findings agree well with BURSTRÖM's (14). One chlorine increases the effect of α-phenoxyisobutyric acid while further chlorination causes no further increase. Thus the two diorthosubstituted phenoxyisobutyric

Table 6. *The cell elongation activity of substituted α-phenoxyisobutyric acids.* The same plan as in table 5

Compounds	Molarity		
	10^{-6}	10^{-6}	10^{-5}
I.			
α-phenoxyisobutyric acid	249	224	320
α-(2-methylphenoxy)isobutyric acid	223	236	
α-(2,4-dimethylphenoxy)isobutyric acid	247	248	319
II.			
α-(4-chlorophenoxy)isobutyric acid		324	
α-(2,4-dichlorophenoxy)isobutyric acid	288	304	
α-(2-methyl-4,6-dichlorophenoxy)isobutyric acid	317	326	

acids promote cell elongation as the diorthosubstituted propionic acids.

Even the effects of the other halogens, fluorine, bromine, and iodine in the *para*-position on the ring of α-phenoxyisobutyric acid have been studied (Fig. 10). These three acids behaved as the chlorinated one and were all antiauxins. Their activity ranged as follows: J>Br>Cl>F. *The larger the ring, the greater the activity.* This corresponds to the fact that the indole compounds are more active than the phenyl compounds.

γ_2. *Quantitative comparisons between correspondingly substituted acids.* — The activity of correspondingly substituted acids has also been compared. 2,4-dimethyl-, 4-chloro-, and 2,4-dichlorophenoxyacetic and α-phenoxypropionic acids have been used. *Their elongation-inhibiting ability is not significantly either qualitatively or quantitatively, when propionic acid has been used as side chain instead of acetic acid* (Table 7).

From what has been recorded in the foregoing it appears that *substitution in 2-, in 4-, or in 2,4-positions upon the ring may increase the activity of a growth regulator whether it is an inhibitor or a promotor.*

The increase in activity of 2,4-dimethylphenoxypropionic acid compared with phenoxypropionic acid (Fig. 7) is greater than that of 2,4-dimethylphenoxyisobutyric acid compared with phenoxyisobutyric acid (Fig. 9).

The increase in activity obtained by using 2,4-dimethylphenoxyacetic acid instead of 2-methylphenoxyacetic acid (Fig. 6) is greater than the increase obtained with 2,4-dimethylphenoxyisobutyric acid instead of 2-methylphenoxyisobutyric acid (Fig. 9).

Table 7. ***Comparison between correspondingly substituted phenoxyacetic and α-phenoxypropionic acids*,** showing that there is no difference in cell elongation activity between the corresponding acids. The same plan as in tables 5—6.

Compounds	Molarity						
	$3 \cdot 10^{-7}$	$3 \cdot 10^{-7}$	10^{-6}	10^{-6}	10^{-6}	$3 \cdot 10^{-6}$	10^{-5}
2,4-dimethylphenoxyacetic acid	234	191		96	108	69	44
α-(2,4-dimethylphenoxy)propionic acid ..	207	173		96	91	30	37
4-chlorophenoxyacetic acid	206		139		126		
α-(4-chlorophenoxy)propionic acid	203		187		113		
2,4-dichlorophenoxyacetic acid	106						
α-(2,4-dichlorophenoxy)propionic acid ...	112						

The increase in activity of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid compared with 4-chlorophenoxyacetic acid (Fig. 6) or the increase with 2,4-dichlorophenoxypropionic acid compared with 4-chlorophenoxypropionic acid (Fig. 7) are both significant, while there is no increase in activity of 2,4-dichlorophenoxyisobutyric acid compared with 4-chlorophenoxyisobutyric acid (Fig. 9).

The greatest quantitative difference in activity between two phenoxyacetic or α-phenoxypropionic acids is brought about when a 4-chlorinated acid is changed to a 2,4-dichlorinated one, but when using phenoxyisobutyric acids the greatest increase is found between the unsubstituted acid and the 4-chlorinated one. Thus the ring substitutions employed here give greater effects in phenoxyacetic and α-phenoxypropionic acids than in α-phenoxyisobutyric acids. This may depend upon the balance between the hydrophilic and lipophilic parts of the different molecules (53, 54).

3. Antagonism.

There is another group of compounds which has been investigated, the diorthosubstituted phenoxyacetic acids. In the literature (Table 3) 2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid is classified either as inactive (31, 34, 36, 54, 57, 58, 63) or as an auxin (31, 38, 49, 52, 58); 2-methyl-4,6-dichlorophenoxyacetic acid is reported as inactive (20, 22, 52) and 2,6-dimethylphenoxyacetic acid has not been found in the literature. In this investigation these acids did not exhibit any activity other than toxicity. They do not influence cell elongation in non-toxic concentra-

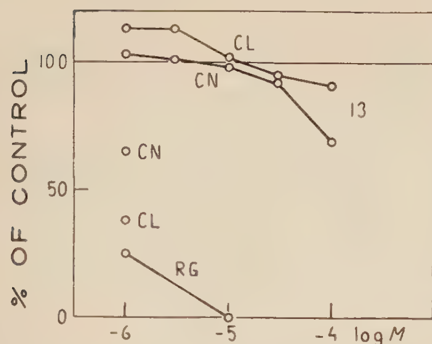


Fig 13. *The activity of impure and purified 2-methyl-6-chlorophenoxyacetic acid.* The strongly decreased values in the concentrations of 10^{-6} *M* and 10^{-5} *M* are results with the sample used by HANSEN (22). The two upper curves are results of a purified sample, showing no growth effects but only toxicity in a 10^{-4} *M* solution. RG=root growth. CL=cell length. CN=cell number.

tions. The cells elongate as control cells until the plants are poisoned and killed (Fig. 11).

The 2-methyl-6-chlorophenoxyacetic acid is classified as an auxin in the list of THOMPSON et al. (52). The author found in an earlier investigation of hers (22) that this acid was active in the same way as methoxone, i.e., it acted as an auxin. But in the present investigation the acid caused no growth effect but toxicity. When this was studied more closely it was found that the sample which was used in the former investigation still gave rise to auxin effects. When the test was repeated with a carefully purified sample from Dr. JÖNSSON, these auxin effects wholly disappeared (Fig. 13), and therefore they may be ascribed to impurities in the first sample. *Concerning cell elongation of wheat roots 2-methyl-6-chlorophenoxyacetic acid seems to be inactive.*

When a diorthosubstituted phenoxyacetic acid is added together with an auxin, the auxin-induced growth of Avena coleoptiles is competitively inhibited (34, 35). In the present study the inactive 2-methyl-4,6-dichlorophenoxyacetic acid has been added together with the antiauxin α-(2-methyl-4,6-dichlorophenoxy)isobutyric acid and the result was the same. This was also performed with another cultivation method with the same result. The antiauxin-induced cell elongation of wheat roots was inhibited by the acetic acid. Both acids were added in the same concentrations (Fig. 14). Because of these results *2-methyl-4,6-dichlorophenoxyacetic acid is called an antagonist against the corresponding α-isobutyric acid.*

The same test has been repeated with 2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid which is inactive by itself and the antiauxin α-(2,4,6-trichlorophenoxy)propionic acid. The result was not the same as in the former experiment. The antiauxin activity of the propionic acid was not altered

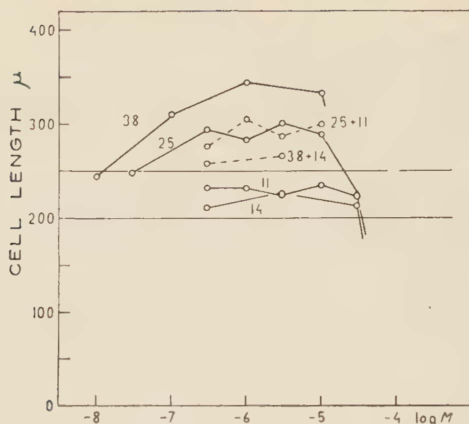


Fig. 14. *Inactive diorthosubstituted phenoxyacetic acid is antagonistic to the correspondingly substituted phenoxyisobutyric acid but not to the propionic acid* (which both are antiauxins = root auxins). In the mixed solutions (broken curves) the acids are used in equal concentrations. Cell elongation in μ.

11. 2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid
14. 2-methyl-4,6-dichlorophenoxyacetic acid
25. α-(2,4,6-trichlorophenoxy)propionic acid
38. α-(2-methyl-4,6-dichlorophenoxy)-isobutyric acid

by the acetic acid. Therefore *2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid is not an antagonist against the corresponding α-propionic acid.* Perhaps the results can be generalized to the extent that we are allowed to call diorthosubstituted acetic acids antagonists to elongation-promoting isobutyric acids but not to elongation-promoting propionic acids. But they are not antiauxin antagonists in general. The results give rise to doubts that these propionic and isobutyric acids are antiauxins of the same type. The shapes of the curves of the propionic and isobutyric acids are also different. The propionic acid curves lack a pronounced peak at an optimal concentration. It must also be kept in mind that these results are restricted to epidermal cell elongation of wheat roots.

4—5. Geotropisms.

The alterations of geotropism, which have been described under Growth Observations, are related to compounds which above has been defined as antiauxins.

Thus the three acetic acids, cyclohexyloxyacetic acid, phenoxyacetic acid and 3,5-dichlorophenoxyacetic acid, and two propionic acids. α-cyclohexyloxypropionic acid and α-(2,4,6-trichlorophenoxy)propionic acid caused increased positive geotropism. No such increase was caused by α-(2,6-dimethylphenoxy)propionic acid. Its maximal antiauxin activity was also less than the other antiauxins (Fig. 7). Finally all the thirteen α-isobutyric acids increased the positive geotropism of roots. Thus *increased positive geotropism appears in non-toxic concentrations and together with increased cell elongation.*

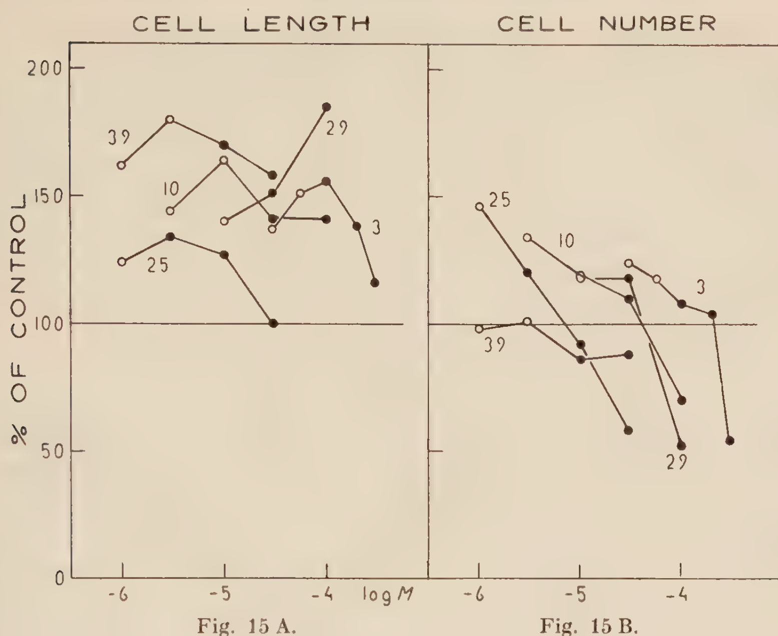


Fig. 15 A. Fig. 15 B.

Fig. 15. »*Ageotropism*». 15 A: cell elongation and 15 B: cell number of roots, treated with substances, causing »ageotropism». Values in per cent of the controls (control =100). Cell elongation is accelerated, even if the maximum of the curve has been passed. The frequency of cell multiplication is rapidly sinking, indicating increasing toxicity. ○ = no »ageotropism». ● = »ageotropism».

3. phenoxyacetic acid
10. 3,5-dichlorophenoxyacetic acid
25. α-(2,4,6-trichlorophenoxy)propionic acid
29. α-phenoxyisobutyric acid
39. α-3-indoleisobutyric acid

Only some of the compounds which increase the positive geotropism are in higher concentrations able to cause »ageotropism» (Results I 5). Thus the cyclohexyloxyalkylcarboxylic acids are unable to do so. Among the aromatic compounds three unsubstituted ones, i.e., phenoxyacetic acid, α-phenoxyisobutyric acid, and α-3-indoleisobutyric acid cause loss of geotropism. Furthermore 3,5-dichlorophenoxyacetic acid and α-(2,4,6-trichlorophenoxy)propionic acid have this ability (but not α-(2,6-dimethylphenoxy)propionic acid!); α-phenylisobutyric acid and the substituted α-phenoxyisobutyric acids lack this activity. Thus *besides their effect on other physiological processes these five compounds first give rise to an increase of the positive geotropism of wheat roots, then cause »ageotropism».*

A common quality of these compounds is their weak toxicity. As is seen in figure 15 A cell elongation of the roots is accelerated by the concentrations which cause ageotropism. This is the case even if the maximum of the curve has been passed. The frequency of cell division is, nevertheless, lower than cell elongation (calculated in per cent of the control values). Often it is less than the control and falls rapidly (Fig. 15 B). This phenomenon occurs when an antiauxin is used in toxic sublethal concentrations (Results I 6 and I 7).

6. Cell Multiplication.

In concentrations which do not cause visible toxic symptoms the acetic and α-propionic acids which are auxins (Table 3), inhibit cell multiplication (Fig. 16, 17). There are no differences in cell multiplication between 2,4-dimethylated phenoxyacetic and α-phenoxypropionic acids (Table 8). Chlorination of the ring system increases the effect of the acetic acids. The diorthosubstituted phenoxyacetic acids, which have no cell elongation activity, do not interfere with cell division until toxicity occurs (Fig. 21). The antiauxins, i.e., the cyclohexyloxyalkyl-carboxylic acids (Fig. 18), phenoxy- and 3,5-dichlorophenoxyacetic acid (Fig. 16), α-(2,6-dimethylphenoxy)- and α-(2,4,6-trichlorophenoxy)-propionic acid (Fig. 17), α-phenylisobutyric acid and all the α-aryloxyisobutyric acids (Figs. 19, 20) either do not alter or they accelerate the rate of cell division. Finally all the growth substances tested here inhibit cell multiplication in toxic concentrations.

The ability to cause cell multiplication or increase the rate thereof is considered to be one of the qualities of an auxin.

Nevertheless in this investigation the antiauxins accelerate the rate of cell multiplication, while the auxins retard it. This will be discussed later.

Figs. 16—21. *Root cell multiplication activity* in per cent of the controls (control= 100). The auxins (shoot auxins) always decrease cell multiplication of roots, while the antiauxins (root auxins) do not decrease but even can increase cell multiplication in non-toxic concentrations.

Fig. 16. *Active acetic acids* (besides 3-indoleacetic acid). The same acids as in fig. 6.

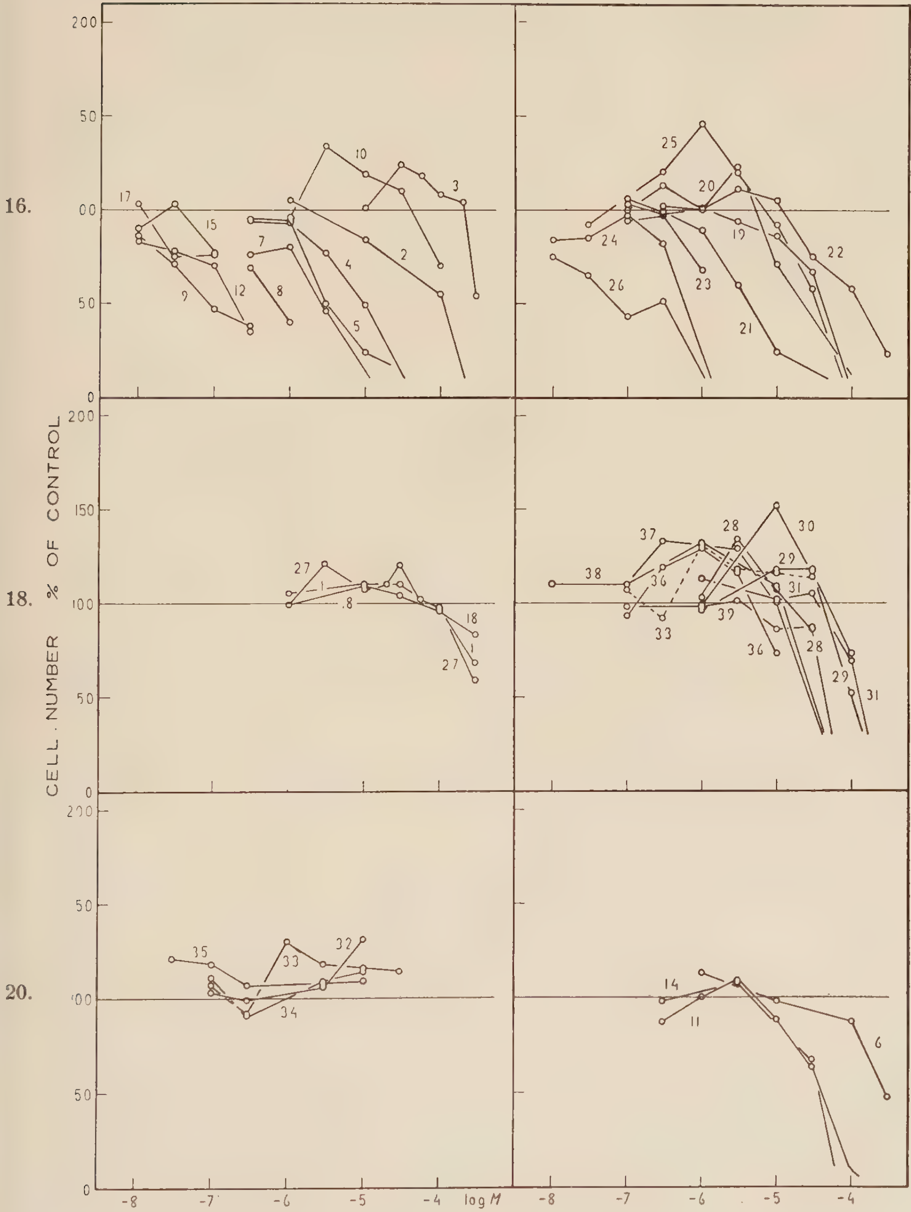
Fig. 17. *Propionic acids.* The same acids as in figure 7.

Fig. 18. *Cyclohexyloxy acids.* The same acids as in figure 8.

Fig. 19. *Isobutyric acids.* The same acids as in figure 9.

Fig. 20. *Halogenated isobutyric acids.* The same acids as in figure 10.

Fig. 21. *Inactive diorthosubstituted phenoxyacetic acids.* The same acids as in fig. 11.



. 16.

Fig. 17.

:. 18.

Fig. 19.

:. 20.

Fig. 21.

Table 8. ***Cell numbers of roots treated with correspondingly substituted phenoxyacetic and α-phenoxypropionic acids.*** **Chlorination (even with one chlorine) increases the inhibiting activity of the acetic acids.**

Compounds	Molarity						
	$3 \cdot 10^{-7}$	$3 \cdot 10^{-7}$	10^{-6}	10^{-6}	10^{-6}	$3 \cdot 10^{-6}$	10^{-5}
2,4-dimethylphenoxyacetic acid	215	173		215	187	132	43
α-(2,4-dimethylphenoxy)propionic acid	223	164		187	115	187	43
4-chlorophenoxyacetic acid	165		94		68		
α-(4-chlorophenoxy)propionic acid	211		143		117		
2,4-dichlorophenoxyacetic acid	102						
α-(2,4-dichlorophenoxy)propionic acid	170						

7. Toxicity.

The morphological phenomena which have been described above as indicating toxicity depend on the structure of the compound in so far that methylation and chlorination in 4- and 2,4-positions increase the toxicity which all these compounds exert. This increase is greater when using auxins than antiauxins (Table 9). When a phenoxyalkyl-carboxylic acid is substituted in its 2,6-positions such an increase does not occur, if the compound is inactive as the acetic acids or an anti-auxin as the propionic and isobutyric acids. Therefore this increase of toxicity can not only be dependent on some decomposition of the molecule. The 2,6-substituted compounds show that the structure of toxic growth regulators must fulfil the requirements for special growth processes, e.g., have auxin activity, in order to cause increased toxicity. It is hardly likely that this depends upon differences of the dissociation of the compounds (14). The problem is still very vague and undefined.

The toxic activity of antiauxins and their cell elongation activity do not seem to be related to each other. The cell elongation activity of α-phenoxyisobutyric acid is about 30 times weaker than that of α-3-indoleisobutyric acid while their toxicity is found within the same range of concentration (Fig. 9). Their elongation curves have quite a different appearance on account of this. The curve for α-phenoxyisobutyric is steep and has a marked maximal point, the curve for α-3-indoleisobutyric acid is less steep and that for α-(2,4,6-trichlorophenoxy)-propionic acid (Fig. 7) is horizontal within a certain range and has thus no maximum at all. The elongation activity of α-phenylisobutyric acid (Fig. 9) is very weak and its curve is soon interrupted by the great toxicity of the compound.

toxic concentrations, + = toxic concentrations, † = lethal concentrations.

Compounds	Molarity									
	10^{-8}	$3 \cdot 10^{-8}$	10^{-7}	$3 \cdot 10^{-7}$	10^{-6}	$3 \cdot 10^{-6}$	10^{-5}	$3 \cdot 10^{-5}$	10^{-4}	$3 \cdot 10^{-4}$
Auxins:										
phenylacetic acid							0		0	†
2-methylphenoxyacetic acid						0	0	+		
2,4-dimethylphenoxyacetic acid					0	0	+			
2-chlorophenoxyacetic acid				0	0	+				
4-chlorophenoxyacetic acid				0	+					
2,4-dichlorophenoxyacetic acid			0	+						
2-methyl-4-chlorophenoxyacetic acid			0	+						
3-indoleacetic acid		+	+							
6-chloro-3-indoleacetic acid	0	0	+							
α-phenylpropionic acid							0	0	+	
α-phenoxypropionic acid					0		0	(+)		
α-(2,4-dimethylphenoxy)propionic acid				0	0					
α-(4-chlorophenoxy)propionic acid			0	0	(+)					
α-(2,4-dichlorophenoxy)propionic acid			0	0	+					
α-3-indolepropionic acid		0	0	+						
Antiauxins:										
cyclohexyloxyacetic acid							0		0	+
phenoxyacetic acid							0		0	+
3.5-dichlorophenoxyacetic acid					0		0	(+)	+	
α-cyclohexyloxypropionic acid							0		0	+
α-(2.6-dimethylphenoxy)propionic acid						0	0		+	
α-(2,4,6-trichlorophenoxy)propionic acid					0	0		+		
α-cyclohexyloxyisobutyric acid								0	0	+
α-phenylisobutyric acid							0	0	†	
α-phenoxyisobutyric acid							0	0	+	†
α-(2-methylphenoxy)isobutyric acid					0		0		+	
α-(2,4-dimethylphenoxy)isobutyric acid								0	0	†
α-(4-chlorophenoxy)isobutyric acid							0	0		
α-(2,4-dichlorophenoxy)isobutyric acid					0	0	+			
α-(2,4,6-trichlorophenoxy)isobutyric acid					0	0	(+)	+		
α-(2-methyl-4,6-dichlorophenoxy)isobutyric acid					0		0		†	
α-3-indoleisobutyric acid					0	0	(+)	(+)		
Inactive:										
2,6-dimethylphenoxyacetic acid							0		0	(+)
2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid							0	+	†	
2-methyl-6-chlorophenoxyacetic acid							0	0	(+)	
2-methyl-4,6-dichlorophenoxyacetic acid						0		0	+	

Discussion.

I. Auxin Theories.

There are six more or less diverging theories of the problem structure—activity. These theories will not be compared here; only that which is relevant to each theory will be discussed. It should be kept in mind that the experimental methods upon the results of which these theories are based, are not uniform.

1. The present results support the structural requirements for activity given by KOEPFLI, THIMANN, and WENT (26) in so far that all auxins in this investigation fulfil these requirements, but they are not applicable to cell elongation activity in general. They do not hold good for cell elongation of roots, as the three cyclohexyloxyalkylcarboxylic acids are active, although lacking double bonds in the ring (they increase the grand period of cell elongation of roots). Moreover, a number of substances which fulfil their requirements for auxins have been found here to be either antiauxins or inactive. Antiauxins are phenoxyacetic acid, 3,5-dichlorophenoxyacetic acid, α-(2,6-dimethylphenoxy) propionic acid, α-(2,4,6-trichlorophenoxy)propionic acid and all the thirteen α-isobutyric acids. Inactive substances are the four diorthosubstituted phenoxyacetic acids.

This study has shown that there are other kinds of cell elongation activities among growth substances than auxin activity. They seem to have different structural requirements.

2. A physico-chemical theory of structure and activity has been evolved by VELDSTRA (53, 54). Later he has revised and discussed the results of other physiologists (55). The present author can not decide to what extent her results confirm or contradict his theories, when she has not studied the special physico-chemical qualities of the compounds used. However, VELDSTRA finds that it is not the structure of the entire molecule but a very special combination of active groups in that molecule that is of primary importance. The present results support this conclusion.

3. HANSCH and MUIR (20, 21, 36, 37) have found that certain growth-active substances can be inactivated by diorthosubstitution, and with this as a base they have laid down their two-point attachment theory. MCRAE and BONNER (34, 35) have tried to explain this theory kinetically and have included antiauxin activity and antagonism in the theory.

According to this theory diortho-substituted acids and α-arylisobytyric acids block auxin at either of the two attachment points by steric

hindrance. But in this investigation the α-isobutyric acids counteract endogenous auxins while the diorthosubstituted acetic acids do not compete with them but with the α-isobutyric acids. This indicates that blocking of the ring and blocking of the side chain belong to different reactions. In this study the diorthosubstituted acetic acids have no influence upon root cell elongation and this corresponds with the results of Hansch and Muir. However, both the compounds phenoxyacetic acid and 3,5-dichlorophenoxyacetic acid, which according to the two-point attachment theory should be auxins as both their attachment points are free, are antiauxins. This theory does not explain why diorthosubstituted α-phenoxypropionic acids are antiauxins while corresponding acetic acids are inactive antagonists and nor why these acetic acids antagonize diorthosubstituted α-phenoxyisobutyric acids but not diorthosubstituted α-phenoxypropionic acids.

4. The *para*-theory of Leaper and Bishop (31) is not applicable to antiauxin activity as 3,5-, 2,6-, and 2,4,6-substituted antiauxins are not inactivated (Figs. 6, 7, 9).

5. The Wye school requires three receptor centres for activity, the two which are postulated under point 3 and moreover one at a hydrogen atom attached to the α-carbon atom (57). They have used several different tests and have found α-aryloxyisobutyric acids inactive in these tests (in exceptional cases a weak auxin activity has been observed). These compounds are active as antiauxins in our root cell elongation tests. Leaving this out of consideration other exceptions have been found. According even to the three-point attachment theory phenoxyacetic acid and 3,5-dichlorophenoxyacetic acid should be auxins, not antiauxins as here.

6. Thimann has critically reviewed these thories (49) and found qualities in common. He explains the activity of a compound by the qualitites of the constituents of the molecule and their influence upon each other. He classifies 2,4,6-substituted phenoxyacetic acids as weak auxins and 3,5-dichlorophenoxyacetic acid as inactive. Thus the present results are not corresponding as the 2,4,6-substituted acids are inactive and the 3,5-substituted one is active as an antiauxin.

As is seen none of these theories can satisfactorily explain the present results. All six theories are founded on different shoot tests without attempts to identify growth phenomena which have been studied, i.e., elongation in all kinds of shoot tissues without considering the different growth processes which compose cell elongation (17). Some investigations have been based on total root growth or root cell elongation. As

to cell multiplication, geotropism and other groups of growth processes they have been poorly studied.

It is remarkable that it is chiefly the activity of certain particular compounds, which does not agree with most of these theories. These compounds are above all phenoxyacetic acid, 3,5-dichlorophenoxyacetic acid and diorthosubstituted α-phenoxypropionic acids. Nevertheless these theories may all be of some value if the concept activity is restricted to auxin activity, defined as a promotion of shoot cell elongation. Similar but not identical laws may control the activity of root cell elongation. Auxins inhibit elongation of root cells. On the other hand compounds which accelerate elongation of root cells do not necessarily inhibit that of shoot cells (Table 3). There are compounds such as 3,5-dichlorophenoxyacetic acid and α-aryloxyisobutyric acids which are inactive on shoots and accelerate elongation of roots. When a compound is called active, the kind of activity should be stated. When it is said that only compounds with an unsaturated ring system are active, active means promoting growth of stems. In this investigation the three compounds which have a saturated ring system are active, i.e., they promote cell elongation of roots.

These different kinds of activity emphasize one point. It is necessary to try to solve the many problems of growth before the relation of structure — activity can be cleared up. VELDSTRA says (55): »The problem of structure — activity will not be completely solved as long as our knowledge of the nature of action is so much less than that of the structure».

Primarily morphological observations should be made and referred to their different physiological actions, and, when these are known and well defined, the structure of the compounds influencing each of these actions may be established. No further theory will be laid down here, but an attempt will be made to refer the growth observations, which have been carried out, to their physiological actions and some special relations will be discussed.

II. Physiological Actions and Their Interrelationships.

The seven growth observations can be referred to a few physiological groups of actions. These are auxin activity, antiauxin activity, antagonism and toxicity. *Auxin activity* includes decrease of cell elongation and cell multiplication in roots. *Antiauxin activity* includes increase of cell elongation, cell multiplication, and positive geotropism. *Antagonism*

is the ability to retard or block these two kinds of actions and does not necessarily belong to the growth processes. This is underlined by the fact that antagonists sometimes act only upon externally added growth substances. *Toxicity* should, from a physiological point of view, be decomposing, destructive processes which do not belong to genuine growth processes, but it can not be separated from every growth action in this paper. Here it includes decreases of cell elongation and cell multiplication and perhaps also the »ageotropism».

This classification cannot simply be used due to the relations which exist between these groups of actions. Both auxin and antiauxin activity include cell elongation and cell multiplication of shoots and roots. The first problem which arises will then be the relations which exist between these kinds of elongation and multiplication.

Elongation—Multiplication.

Auxins promote cell elongation of shoots. If the constitution of the cells permits, they can also cause stimulation of mitosis and cell division. We can reason in the same way concerning the antiauxin activities as regards roots. But the increased cell number will only appear if no inhibiting factor is present (17). This may explain the variation of cell multiplication which has been described in Results I 6. The increase in cell elongation of roots will appear chronologically after the cell multiplication.

Multiplication and elongation should as a matter of principle be kept apart when growth is studied, as they represent two physiologically quite different processes. This principle is not invalidated by the fact that some growth compounds act upon both processes, but it is the reason why total root growth is no good measure of activity of growth substances.

Total root growth can apparently be stimulated only to a certain limit (200 per cent) by cooperation of multiplication and elongation depending on nutrition and other conditions. If cell multiplication is increased by an antiauxin (at a high nitrogen concentration as is used here), elongation can seemingly be substituted by multiplication (10 A, 17).

Acceleration of cell multiplication as well as of cell elongation is attributed to the auxin effects. The acceleration is changed to inhibition in roots depending on superoptimal concentration of natural auxin. When further auxin is added externally the elongation will be still

strongly inhibited. The reported inhibition of multiplication cannot be distinguished from that type of inhibition, which is a sign of toxicity. It may be the very first symtom of toxicity. If this is the case the ability to stimulate cell multiplication will be a genuine quality of auxins. The compounds which here are classified as antiauxins should then be antiauxins only as regards elongation and auxins as regards multiplication. The definition of antiauxins has also been based only on the elongation activity of the compounds. If the same compound exerts a different influence upon the two processes, multiplication and elongation, this is another reason for differentiation until their definite relations have been classified.

This interpretation gives us a possibility of applying the growth terminology, now in use for shoot growth, even to root growth. Then *auxins can be called shoot auxins* and the compounds, which up to now have been called *antiauxins can be called root auxins. Shoot auxin increases elongation of shoot cells and root auxin increases elongation of root cells. Both accelerate cell multiplication in their respective organs*, if the conditions permit, and both increase the tensibility of the cell wall (17). *Thus shoot and root processes, which are morphologically alike, will be uniformly nominated.*

Nothing in this view is contradicted by the fact that shoot and root auxins antagonize each other in certain cases. This corresponds with the thought that there are two kinds of growth, which have much in common, but are not identical. Other supporting evidence is the influence of root auxins upon geotropism (cf. RUFELT 43). If there is one master reaction, influenced by additional factors (48), or if there are various equal reactions, cannot be definitely decided.

These lines of thought are limited by the fact that not even cell elongation and cell multiplication are single growth processes but two groups of processes. The different components, which contribute to each group must be isolated and defined before the growth concepts can be finally established. At the present stage, however, the concepts shoot and root auxin seem to be appropriate.

Shoot and Root Auxin Effects — Toxicity.

Another problem is the relations between, on the one hand, the growth effects of shoot and root auxins and, on the other hand, their toxicity. It has earlier been shown that both shoot and root auxins inhibit cell elongation and multiplication in toxic concentrations. They inhibit

not only their respective organs, but shoot auxins inhibit both elongation and multiplication of roots and root auxins inhibit — when toxic — the growth of the shoots. The effects of shoot auxins on roots cannot be separated from toxicity. They increase the cell wall tensibility, which is a real auxin function (17) in the same concentrations as the inhibitions appear, which may be toxic signs depending upon overdosage.

The higher the concentration of a shoot auxin used in a root test, the shorter the grand period of root cell elongation. Finally elongation amounts only to about 40 μ. Further increase of concentration causes no further inhibition before lethal concentration is reached. Thus some elongation remains which is not affected by these compounds. There is a natural explanation to this. The volume of living dividing cells must be enlarged to a certain limit by swelling of the cell content, which may go on independently of the influence of growth compounds upon the cell elongation proper. When studying shoot auxin antagonism in root tests, e.g., the interaction between 2,4-D and an antagonist, it is inexpedient to supply 2,4-D in too high a concentration. If growth is reduced so much that only this independent growth remains (69, 71), the effect of the antagonist is computed relative to the residual growth, which probably does not imply any real elongation but actually a zero value.

Root auxin effects on roots can be separated fairly well from toxicity. The growth functions of unsubstituted root auxin appear in different concentration areas while their toxicity appears within the same high concentrations. Furthermore elongation and toxicity depend on ring substitutions in different ways. *The real growth effects are stimulating functions, while the toxic ones are inhibiting.*

One growth observation, »ageotropism», appeared only in toxic concentrations, preceeded by increased positive geotropism. A certain high concentration was required in order to give rise to this phenomenon. Perhaps it may only appear when using root auxins of weak toxicity. Other more toxic root auxins which increase the positive geotropical response may kill the plants before »ageotropism» appears. »Ageotropism» may also depend on the chemical structure of just those compounds which cause it. It can not be said whether »ageotropism» depends on an increase of a negative geotropic reaction or loss of the ability to react geotropically (cf. RUFELT).

Thus from the different functions only the two kinds of auxin effects and toxicity remain. The auxin types are *shoot auxin and root auxin, both stimulating elongation and multiplication in their different plant*

parts. The root auxins are furthermore able to increase the positive geotropism of roots. All other observations can be referred to toxicity or to processes which are not real growth functions.

Summary.

The influence of about 40 compounds on the growth of wheat roots has been studied. Their effects appeared as decreased and increased cell elongation, antagonism against externally added growth substances, increased positive geotropism, »ageotropism», decreased and increased cell multiplication, and toxicity. These different morphological observations have been described separately and after a survey of the literature have been related to the structure of the different compounds. The agreement of these kinds of influence with six more or less divergent growth theories has been discussed. None of these theories wholly explains the results obtained. Yet all of them are valid to a certain extent if they are restricted to auxin activity in shoots.

The different morphological observations can be referred to some few real growth processes, and the growth active substances have been classified according to these. Real growth processes are increased cell elongation and cell multiplication, and, furthermore, increased positive geotropism. Decreased cell elongation and cell multiplication, antagonism, »ageotropism», and toxicity cannot without reservations be included in real growth. Auxins exert inhibiting effects in roots which have been interpreted as overdosage and cannot be separated with certainty from toxic inhibitions. Compounds hitherto classified as antiauxins, owing to their ability to counteract root inhibitions of auxins, have the same effects in roots as auxins in shoots. Antiauxins increase cell elongation and cell multiplication in roots, if conditions permit, and cause, furthermore, increased positive geotropism. Antagonists are compounds, which counteract the effects of externally added auxins or antiauxins, without having any real growth effects of their own.

According to these data the concept shoot auxin has been introduced instead of auxin and the concept root auxin instead of antiauxin. Thus processes in shoots and roots, which are morphologically alike, will be uniformly nominated.

References.

1. Allard, R. W., DeRose, H. R., Swanson, C. P. — Bot. Gaz. 107, 575. 1946.
2. Audus, L. J. — New Phytol. 48, 97. 1949.
3. — Shipton, M. E. — Physiol. Plant. 5, 430. 1952.
4. Avery, G. S., Berger, J., Shalucha, B. — Bot. Gaz. 104, 281. 1942.
5. — Burkholder, P. R., Creighton, H. B. — Amer. Jour. Bot. 24, 226. 1937.
6. Bentley, J. A. — Nature 165, 449. 1950.
7. Blackman, G. E. — Nature 155, 500. 1945.
8. — Holly, K., Roberts, H. A. — Symposia Soc. Exp. Biol. 3, 283, 1949.
9. Bonner, D. M. — Bot. Gaz. 100, 200. 1938.
10. Bonner, J., Koepfli, J. B. — Amer. Jour. Bot. 26, 557. 1939.
10 A. Bosemark, N. O. — Physiol. Plant. 7, 497. 1954.

11. Burström, H. — Ann. Agr. Coll. Sweden 10, 209. 1942.
12. — — Physiol. Plant. 3, 277. 1950.
13. — — Physiol. Plant. 4, 199. 1951.
14. — — Physiol. Plant. 4, 470. 1951.
15. — — Physiol. Plant. 4, 641. 1951.
16. — — Physiol. Plant. 5, 391. 1952.
17. — — Physiol. Plant. 7, 548. 1954.
18. Fawcett, C. H., Osborne, D. J., Wain, R. L., Walker, R. D. — Ann. Appl. Biol. 40, 232. 1953.
19. Haagen Smit, A. J., Went, F. W. — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Amsterdam 38, 852. 1935.
20. Hansch, C., Muir, R. M. — Plant Physiol. 25, 389. 1950.
21. — — Metzenberg, R. L. — Plant Physiol. 26, 812. 1951.
22. Hansen, B. A. M. — Physiol. Plant. 4, 667. 1951.
23. Hitchcock, A. E., Zimmerman, P. W. — Contrib. Boyce Thompson Inst. 17, 35. 1952.
24. Hoffmann, O. L., Fox, S. W., Bullock, M. W. — Jour. Biol. Chem. 196, 437. 1952.
25. Ingestad, T., — Physiol. Plant. 6, 796. 1953.
26. Koepfli, J. B., Thimann, K. V., Went, F. W. — Jour. Biol. Chem. 122, 763. 1938.
27. Kögl, F., Kostermans D. G. F. R. — Z. Physiol. Chem. 235, 201. 1935.
28. — Verkaaik, B. — Z. Physiol. Chem. 280, 167. 1944.
29. — Haagen Smit, A. J., Erxleben, H. — Z. Physiol. Chem. 288, 104. 1934.
30. Lane, R. H. — Amer. Jour. Bot. 23, 532. 1936.
31. Leaper, J. M. F., Bishop, J. R. — Bot. Gaz. 112, 250. 1951.
32. Linser, H. — Pflanzenschutz-Ber. 1949, 131.
33. Marmer, D. R. — Amer. Jour. Bot. 24, 139. 1937.
34. McRae, D. H., Bonner, J. — Plant Physiol. 27, 834. 1952.
35. — — — Physiol. Plant. 6, 485. 1953.
36. Muir, R. M., Hansch, C. H., Gallup, A. H. — Plant Physiol. 24, 359. 1949.
37. — — — Plant Physiol. 26, 369. 1951.
38. Norman, A. G., Weintraub, R. L. — Natl. Research Council Nat. Acad. Sci. (U.S.) Chem. Biol. Coordination Center, Pub. I Sympos. 46, 1951.
39. Nutman, P. S., Thornton, H. G., Quastel, J. H. — Nature 155, 498. 1945.
40. Osborne, D. J., Wain, R. L. — Proc. IInd Int. Congr. Crop Protection London 333, 1949.
41. — — — Science 114, 92. 1951.
42. van Overbeek, J., Blondeau, R., Horne, V. — Plant Physiol. 26, 687. 1951.
43. Rufelt, H. — Physiol. Plant. 7, 141. 1954.
44. Skoog, F., Schneider, C. L., Malan, P. — Amer. Jour. Bot. 29, 568. 1952.
45. Smith, M. S., Wain, R. L., Wightman, F. — Ann. Appl. Biol. 39, 295. 1952.
46. Synerholm, M. E., Zimmerman, P. W. — Contrib. Boyce Thompson Inst. 14, 91. 1945.
47. Thimann, K. V. — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam 38, 896. 1935.
48. — — Plant Growth Substances, 21 (F. Skoog, Ed., Madison, Wisc., 1951).
49. — — Plant Physiol. 27, 392. 1952.
50. — Bonner, J. — Physiol. Rev. 18, 524. 1938.
51. — Schneider, C. L. — Amer. Jour. Bot. 26, 328. 1939.

52. Thompson, H. E., Swanson, C. P., Norman, A. G. — Bot. Gaz. 107, 476. 1946.
53. Veldstra, H. — Enzymologia 11, 97 and 137. 1944.
54. — — Biochim. et Biophys. Acta 3, 278. 1949.
55. — — Ann. Rev. Plant Physiol. 4, 151. 1953.
56. Wain, R. L. — Jour. Sci. Food Agric. 2, 101. 1951.
57. — — Lectures, Monographs and Reports No. 2, 1953.
58. — Wightman, F. — Ann. Appl. Biol. 40, 244. 1953.
59. Weintraub, R. L. — Agr. Food Chem. 1, 250. 1953.
60. Went, F. W. — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam 42, 581. 1939.
61. — — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam 42, 731. 1939.
62. — — Arch. Biochem. 20, 131. 1949.
63. Zimmerman, P. W. — Torreya 43, 98. 1943.
64. — Hitchcock, A. E. — Contrib. Boyce Thompson Inst. 8, 337. 1937.
65. — — — Contrib. Boyce Thompson Inst. 12, 321. 1942.
66. — Wilcoxon, F. — Contrib. Boyce Thompson Inst. 7, 209. 1935.
67. Åberg, B. — Physiol. Plant. 3, 447. 1950.
68. — — Arkiv Kemi 3, 549. 1951.
69. — — Physiol. Plant. 5, 305. 1952.
70. — — Ann. Agr. Coll. Sweden 20, 241. 1954.
71. — Khalil, A. — Ann. Agr. Coll. Sweden 20, 81. 1954.

Botaniska Notiser 1954, Häfte 3. Lund

Diatomeen und einige andere Algen aus dem »de Hoek»-Reservat in Nord-Transvaal.

Von B. J. Cholnoky.
Universiteit van Pretoria.

Auf einer Exkursion mit dem Herrn Prof. Dr. R. Kraeusel aus Frankfurt a.M. hat Prof. Dr. H. G. Schweickerdt (Pretoria) in dem »de Hoek»-Waldreservat in der Nähe des Debegeni-Wasserfalles im Zoutpans-Gebirge aus aërophytischen und halb-aërophytischen, saueren (pH=5,6) Standorten 17 Algen- und Moosproben gesammelt, von denen einige wichtige Aufschlüsse besonders über die Diatomeen-Gesellschaften ähnlicher, tropischer Standorte aus einer bisher gänzlich unbekannten Gebiete lieferte.

Die Proben, von denen nur eine die Bestimmung des pH's ermöglichte, waren die folgenden:

1. »Triefende, schattige, vertikale Felswand. Debegeni.» — Typisch halbaërophytisches Material, dessen Hauptmenge durch die Cyanophyta gebildet wird. In der so gebildeten gallertigen Masse lebt auch eine sehr individuenreiche Diatomeenassoziation und einige wenige Desmidiazeen.

2. »In stark fliessendem Wasser. Felsplatten mit Podostemonaceen. Debegeni.» — Zwischen den Stengeln und Blättern der Podostemonacee habe ich ausser einiger vegetativen *Spirogyra*-Fäden nur Diatomeen gesehen.

3. »Triefende Felsen. Schatten. Debegeni.» — Das Material wird durch ein lockeres Moosrasen gebildet, in welchem ausser der *Microchaete transvaalensis*, einer vegetativen *Oedogonium* sp., und einiger Chlorococcalen sehr viele Diatomeen vorkommen.

4. »Moosrasen auf einer kleinen Insel zwischen Gras. Debegeni.» — Das Material wird durch eine Jungermanniale gebildet, die sicher hauptsächlich submers leben musste, da sie aërophytische Elemente nur spurenweise, desto reichlicher aber die eines saueren, tropisch-subtropischen Baches beherbergt. Die anderen Algengruppen waren nur spärlich vertreten (pH=5,6).

5. »Auf feuchten Felsen und Holz in der Nähe des Wassers. Schatten.» — Eine Jungermanniale und eine Bryale bildet das Material, in welchem ich ausser unbestimmbaren Resten einer *Oscillatoria* nur eine reichliche Diatomeenflora feststellen konnte.

6. »Feuchter Moosrasen auf horizontaler Felsplatte. Schatten. Debegeni.» — Rasen einer Jungermanniale, in welchem einige Cyanophyten und eine arme Diatomeenflora zu beobachten war.

7. »In praller Sonne. Schnell fliessendes Wasser. Debegeni.» — Das Material wird durch eine rein vegetative, also unbestimmbare *Spirogyra* sp. gebildet, die nicht besonders viele Diatomeen beherbergt. Andere Algen habe ich nicht gesehen.

8. »Suid ingang tot Forestry-pad. Moosrasen im Schatten auf vertikalen Felsen im Walde.» — In diesem Rasen eines Laubmooses konnte ich nur wenige, hauptsächlich aerophytische Diatomeen beobachten.

9. »Baumrinde, Halbschatten, gelbbraun. Debegeni.» — Kleine Laubmoose und Flechten mit einer ziemlich reichlichen Diatomeenflora.

10. »Moosrasen. Debegeni. Epiphytisch auf einer Liane.» — Ein Moosrasen mit einer überraschend reichen Diatomeenflora, die vermuten lässt, dass der Standort zeitweise überschwemmt oder ausserordentlich nass wird.

11. »Zwischen Felsen. Schatten. *Selaginella*. Debegeni.» — Eine nur teilweise aërophytische Assoziation eines mit Laubmoosen gemengten *Selaginella*-Rasens.

12. »Moosrasen auf flachen (horizontalen) Felsen. Schatten. Debegeni.» — Die hier vorkommende Diatomeenassoziation ist sehr individuen- und formenarm, zeigt aber deutlich, dass sie nur teilweise autochton sein kann.

13. »Schattige Felsen. Debegeni-Wasserfall, ca. 8 m vom Wasser entfernt». — Ausser einer typisch tropisch-aërophytischen, formenarmen Diatomeenassoziation konnte ich keine andere Algen zwischen den Blättern der getrocknet angekommenen Moose entdecken.

14. »Auf den Brettwurzeln einer *Anthocleistra zambeziaca* (Loganiaceae). Debegeni.» — Trockener Moosrasen mit nur auffallend wenigen, wahrscheinlich hauptsächlich verschleppten Diatomeen, die man keinesfalls als eine autochtone Assoziation auffassen kann.

15. »Moosrasen. Epiphytisch auf Lianen. Debegeni.» — Ein getrockneter Moosrasen, der sicher öfters und für längere Zeit überschwemmt wurde, da sie nur wenige aërophytische, viel mehr aber die in den saueren, tropischen Bächen Afrikas häufige Diatomeen enthält. Ein teil der sehr reichlichen Diatomeenflora ist also sicher heterochton.

16. »Auf lebenden Baumstämmen, etwa 2 m über dem Boden. Nähe des Hotels Magoebaskloof. Oberste Baumgrenze. Schatten.» — Getrockneter Laubmoosrasen mit nur wenigen, aërophytischen Diatomeen.

17. »Moosrasen. Epiphytisch. Einem vertikalen Baumstamm entnommen. Nähe der obersten Baumgrenze. Magoebaskloof-Hotel.» — Eine noch ärmere aërophytische Assoziation in einem ebenfalls getrockneten Moosrasen.

Ich bemerke noch, dass die Proben 1—15 am 9. Dez. 1953 und die beiden letzten (16, 17) am 16. Jänner 1954 gesammelt wurden.

Es bedeutet für mich eine angenehme Pflicht, sowohl dem Herrn Prof. Dr. R. Kraeusel, besonders aber dem Herrn Prof. Dr. H. G. Schweickerdt für das Sammeln und die Überlassung der Materialen meinem aufrichtigen Dank auch auf dieser Stelle einen Ausdruck zu geben.

Die Thomasson-Analysen dieser Proben habe ich unterlassen, da sie kaum mit voller Berücksichtigung der Milieufaktoren gesammelt wurden und mir ausser dem einzigen pH keine andere hydrologische Angaben über die Fundorte zur Verfügung stehen. Die geschätzte Häufigkeit der gesehenen Formen habe ich nach den mit den oben angeführten Nummern angegebenen Standorten zwischen Klammern in der Aufzählung der gefundenen Formen angegeben, da ich eine tabellarische Zusammenstellung ähnlicher Schätzungen — die zwangsläufig sehr persönlich und von nebensächlichen Faktoren abhängig sein müssen, wodurch sie nur mit einem hohen Masse des Erkenntnisoptimismus miteinander vergleichbar sind — nicht nur überflüssig und kostspielig, aber auch irreführend halte. Die vollkommene Unbekanntheit dieses interessanten Gebietes lässt mir aber die ausführliche Aufzählung der gefundenen Formen, besonders die der seltenen und neuen, unerlässlich erscheinen.

Im Texte sind, wie gesagt, die Fundorte mit ihren Nummern angegeben, nach diesen stehen die von mir stets gebrauchten Andeutungen der geschätzten Häufigkeit (SH=sehr häufig, H=häufig, ZH=ziemlich häufig, NS=nicht selten).

Zuerst zähle ich die seltenen, wenig bekannten oder neuen Diatomeen-Formen auf. Diese sind:

Achnanthes inflata KG. f. ***elatoides*** n.f. — HUSTEDT (1937—39) hat auf den Sunda-Inseln die durch LEUDIGER-FORTMOREL beschriebene Form »*Navicula elata*» wieder aufgefunden und diese als Varietät zur *A. inflata* gestellt. Die Selbständigkeit der Varietät wird auch durch ihre Auxosporenbildung bestätigt (vgl. GEITLER 1932). In einem dieser Materialen habe ich eine Form der *A. inflata* gefunden, die, was ihre Umrisse betrifft, der var. *elata* ähnlich aber viel kleiner ist, da ihre Länge meistens nur 20—25 μ und die Breite 10—12 μ beträgt, d.i. auch unter den Abmessungen der typischen Form bleibt. Da ich aber in dem reichlichen Material auch einige Übergänge (Fig. 4) nach dem Typus gesehen habe, kann ich sie nur als Form beschreiben. — Fig. 1—4. — Fundort 5.

A. ***Kraeuselii*** n.sp. — Die raphenlose Schale dieser Art zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit der der *A. hungarica* GRUN., ihre Rhaphenschale ist aber grundsätzlich von letzterer verschieden, so dass ihre nächsten Verwandten wahrscheinlich unter andere *Achnanthes*-Arten zu suchen sind (etwa *A. radiosa* HUST., *A. Holstii* CL. usw.). Die Schalen sind linear-lanzettlich oder lanzettlich, niemals linear, die Schalenenden sind gleichmässig lanzettlich verschmälert und abgerundet, nicht

vorgezogen. Länge 12—25 μ, Breite 4—6, meistens 5 μ. Rhaphenschale: die Zentralporen der Rhaphe stehen meistens mässig voneinander entfernt, Axialarea ziemlich breit, lanzettlich, in der Mitte nicht erweitert, die Streifung ist auch in der Mitte ununterbrochen. Die Streifen, von denen 18—20 in 10 μ sind und die an den Enden etwas enger stehen, verlaufen besonders auf den Schalenenden auffallend stark radial, sind fein und sehr undeutlich punktiert. Rhaphenlose Schale: Pseudorhaphe eng, nur in der Mitte etwas breiter, die Streifen sind schwach, meistens nur an den Schalenenden deutlich radial, sie sind aber auch hier auffallend minder divergent, als die der Rhaphenschale. Ihre Anzahl beträgt 16—18 in 10 μ, sie sind deutlich punktiert, mit etwa 20—22 Punkten in 10 μ. — Die Art widme ich dem Herrn Prof. Dr. R. KRAEUSEL aus Frankfurt a.M., der auf der de Hoek-Exkursion teilgenommen hatte und bei dem Sammeln der Proben behilflich war. — Fig. 5—10. — Fundorte 3, 4, 5 (NS), 7, 9 (NS), 10 (NS), 15 (NS).

A. Kraeuselii var. ***debegenica*** n. var. — In einem Materiale (15) habe ich neben den typischen *A. Kraeuselii*-Individuen auch viele Exemplare einer grösseren, robusteren Form gesehen, die etwa 30 μ lang und 6—7 μ breit, ausserdem aber auch in der Struktur ihrer Rhaphenschalen auffallend abweichend waren. So war bei diesen die lanzettliche Axialarea in der Mitte stark lanzettlich erweitert und waren einige Streifen neben dem Mittelknoten unregelmässig verkürzt. Da ich keinen Übergang zu dem Typus beobachten konnte, halte ich die Benennung dieser Formen notwendig. — Fig. 11, 12. — Fundort 15.

A. oblongella OESTR. — Nach HUSTEDT (1937—39, Bd. 15: 199) wäre die »Allgemeine Verbreitung» dieser Art »tropisches Asien». Auf Grund meiner Beobachtungen muss ich annehmen, dass sie in den Tropen viel allgemeiner verbreitet ist. Dass sie überall eine »Charakterform» fliessender Gewässer wäre, kann ich auf Grund der hier Untersuchten Fundorte nicht bestätigen. Die Angaben über die pH-Grenzen bei HUSTEDT (l.c.) kann ich kaum als stichhaltend annehmen, da sie auf floristischen Funden und nicht auf ökologischen Untersuchungen gegründet sind. Hier möchte ich noch bemerken, dass manche der gesehenen Exemplare stark unsymmetrisch waren (Fig. 17) und dass die Streifung der rhaphenlosen Schalen immer ± stark unregelmässig ist. — Fig. 13—17. Fundorte 2, 3, 4, 5 (NS), 7, 9, 11 (NS), 12.

A. pinnata HUST. — Die gesehenen vielen sehr typischen Exemplare entsprechen vollkommen den Zeichnungen HUSTEDTS in A. SCHM. Atl. T. 413, Fig. 45—54. Die Art kann demnach keinesfalls einer »Tiefenbiocönose» angehören, sie ist vielmehr eine Art saurer, O_2-reicher, tro-

pisch-subtropischer Kleingewässer, die bei pH 8 sicher nicht lebend, vielmehr nur verschleppt oder subfossil angetroffen werden konnte. — Fundorte 10 (NS), 15 (ZH).

A. Woltereckii HUST. (in A. SCHM. Atl. T. 410, Fig. 25—28). — Die Art kommt hier in wohl kurzen, sonst aber typischen Exemplaren vor. Die mittleren Transapikalstreifen der Rhaphenschale sind deutlich stärker lichtbrechend, vielleicht auch dicker, wie die übrigen. Die Breite der bandförmigen Mittelarea variiert ziemlich stark. — Fig. 18, 19. — Fundort 4.

Caloneis Chasei CHOLNOKY (1954 A). — Die Art kommt hier in ebenso typischen Exemplaren wie in den Vumba-Gebirgen und in der Nähe von Umtali vor, wodurch eine floristische Verwandtschaft dieser benachbarten Gebiete angedeutet wird. Ökologisch scheint sie ± stenotypisch azidophil, mesotherm und aërophil zu sein. — Fig. 20. — Fundorte 8, 15.

Cymbella Chasei CHOLNOKY (1954 A). — Unter den vielen normalen habe ich manchmal auch etwas dichter gestreifte Individuen gesehen. Das Vorkommen dieser Art ist wieder ein Beweis für die floristische Verwandtschaft der ähnlichen südrhodesischen und nordtransvaalschen Standorte. Der Variationsbereich der Art in diesen Fundorten wurde auf den Fig. 21—23 veranschaulicht. — Fundorte 1, 3, 5, 9, 10.

C. javanica HUST. — HUSTEDT (1937—39, Bd. 15: 424) versucht auch hier auf Grund, nach seiner eigenen Behauptung, »zerstreuter Funde» den pH-Bereich dieser Art festzustellen, seine Fundorte sind aber Bäche und ein Fischteich, die wahrscheinlich eine sehr heterochtone, teilweise subfossile Flora beherbergen. die kaum als eine Assoziation aufzufassen ist. Nach meinen bisherigen Beobachtungen in Südafrika (vgl. CHOLNOKY 1954 A, B und C, und besonders 1953 A) ist die Art etwas eurytypisch azidophil und stenotypisch mesotherm, die in tropisch-subtropischen Gebieten um pH 6 ihr Optimum findet. In manchen Standorten habe ich unter den sehr typischen auch längere (Länge bis 33 μ) und etwas dichter gestreifte (bis 13 Transapikalstreifen an der Dorsalseite in 10 μ) Individuen gesehen, die aber durch gleitende Übergänge an dem Typus gebunden waren. KRASSKE (1948) hatte auch ähnliche Varianten in Brasilien gefunden, der die Art in neutralen oder schwach basischen Gewässern ebenfalls nicht beobachten konnte. — Fundorte 1, 3, 4, 5 (NS), 10, 15 (NS).

C. Mesiana CHOLNOKY (1953 B und 1954 B). — Diese in saueren Gewässern (Leeufontein in Transvaal) entdeckte und in dem ebenfalls sauerem Mogol-Fluss in einer grösseren Form vorkommende Art ist in

diesen Materialen in beiden Grössen vorhanden, die miteinander mit vollkommen allmählichen Übergängen verbunden sind. — Fig. 24. — Fundorte 3, 4.

C. raytonensis CHOLNOKY var. ***debegenica*** n. var. — Die hier gesehenen Formen weichen etwas von der typischen (CHOLNOKY 1953 B, 1954 C) ab, da sie meistens zu den kürzesten (Länge um 20 μ) und breitesten (Breite etwa 5 μ) gehören und ihre Streifung auch etwas gröber punktiert und weiter stehend ist (9—10 dorsale Transapikalstreifen in 10 μ). Vorläufig trenne ich diese Formen ab, da ich den Typus hier nicht auffinden konnte, da aber das manchmal isolierte Vorkommen einer Form keine Grundlage für die Benennung einer Varietät bilden kann, müsste man den obigen Varietäts-Namen im Falle des Auffindens einiger Übergänge einziehen. — Fig. 25. — Fundort 4.

C. turgidula GRUN. var. *Kappii* CHOLNOKY — vgl. CHOLNOKY 1953 A und 1954 C. Eine typische Form neutraler und schwach basischer Gewässer des südlichen Afrikas, die dementsprechend hier sehr selten, sicher nur verschleppt vorkommt. — Fundort 16.

Eunotia actinelloides n.sp. — HUSTEDT (1952) hat neuerdings die »rhaphidioiden» Diatomeen ausführlich behandelt, wobei auch mehrere neue tropische Arten aus Brasilien beschrieben wurden. Er versucht die Scheidung zwischen *Actinella* und *Eunotia* in der hetero- oder isopolen Natur der Apikalachse festzulegen. Die schwache Heteropolarität bei vielen tropischen Arten habe ich wiederholt hervorgehoben (CHOLNOKY 1953 B, 1954 A) und nach der Vermehrung ähnlicher Funde, wie z.B. *E. synedraeformis* HUST. (1952), *E. longissima* HUST. (1952), *E. Mesiana* CHOLNOKY (1953 B) und *E. Theronii* CHOLNOKY (1954 B), aber auch mehr oder minder deutlich asymmetrischer Formen der »gewöhnlichen» *Eunotia*-Typen (*E. rhomboidea* HUST. 1950) bin ich zu der Auffassung gezwungen, dass die Asymmetrie der Apikal-

Fig. 1—52. — 1—4 *Achnanthes inflata* KG. var. *elatoides* n. var. — 5—10 *A. Kraeuselii* n.sp. — 11, 12 *A. Kraeuselii* var. *debegenica* n. var. — 13—17 *A. oblongella* OESTR. — 18, 19 *A. Woltereckii* HUST. — 20 *Caloneis Chasei* CHOLNOKY — 21—23 *Cymbella Chasei* CHOLNOKY — 24 *C. Mesiana* CHOLNOKY — 25 *C. raytonensis* CHOLNOKY var. *debegenica* n. var. — 26 *Eunotia actinelloides* n.sp. — 27—31 *E. dissimilis* HUST. — 32 *E. fallax* A. CL. — 33 *E. fallax* var. *gracillima* KRASSKE — 34—35 *E. polydentula* BRUN. — 36 *E. porcellus* CHOLNOKY — 37—41 *E. Rabenhorstii* CL. var. *monodon* GRUN. — 42—45 *E. Rabenhorstii* var. *irregularis* n. var. — 46, 47 *E. Schweickerdtii* n.sp. — 48—50 *E. Siolii* HUST. — 51 *E. subaequalis* HUST. — 52 *E. tenella* (GRUN.) HUST. var. *densestriata* CHOLNOKY. — Vergr. 1330/1.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52

Fig. 1—52.

achse kaum als generisches Unterscheidungsmerkmal gewählt werden kann. So finde ich es besser, die im Material 10 reichlich vorkommende, stark asymmetrische *Eunotia* nicht als *Actinella* zu beschreiben, da die zwei Genera früher oder später doch wieder vereinigt (oder aber andere Merkmale zu ihrer Unterscheidung gewählt) sein müssen werden. Die Apikalachse ist bei *E. actinelloides* stark heteropol, indem der eine Pol breit und gleichmässig, der andere spitzlich aber ebenfalls gleichmässig gerundet ist. Die Ventralseite der Schalen ist schwach und unregelmässig konkav, die Dorsalseite asymmetrisch konvex. Vor den Polen kommen keine Eindrückungen vor. Die Endknoten sind in den Ecken der Ventralseite deutlich asymmetrisch entwickelt, indem der des breiten Endes grösser, robuster ist. Die Länge der Schalen ist 25—35 μ, ihre Breite in der Mitte etwa 5 μ. Die Transapikalstreifen sind in der Mitte sehr unregelmässig gestellt, etwa 8 in 10 μ, deutlich punktiert, in der Nähe der Polen auffallend dichter (bis etwa 20 in 10 μ) und viel undeutlicher punktiert. — Fig. 26. — Fundort 10.

E. dissimilis HUST. (1937—39, Bd. XV: 164). — Neben den durch HUSTEDT (l.c. und A. SCHM. Atl. T. 382, Fig. 101, 102) gezeichneten Formen kommen in diesen reichlichen Materialen auch andere Varianten vor, von denen einige auf den Figuren dargestellt wurden. Ich habe Exemplare mit tiefer oder aber gar nicht eingedrückter Rückenlinie, aber auch andere, auffallend robuste, breite beobachtet, die mit vollkommen gleitenden Übergängen aneinander gebunden sind. Die Fig. 27 stellt ein Exemplar in einer etwas schiefer Lage dar, wodurch das Übergreifen der pleuralen Streifung sichtbar ist. In einigen der unten angeführten Materialen kommen überwiegend kleine Exemplare (Länge 45—50 μ, Breite etwa 8 μ) vor, die aber ebenfalls kaum als selbständige Formen aufzufassen sind. Ich möchte auf dieser Stelle auch auf dem sehr charakteristischen Verlauf der Transapikalstreifen in der Nähe der Polen aufmerksam machen. — Fig. 27—31. — Fundorte 3, 4 (NS), 5 (NS), 6, 9, 10 (NS), 11, 12, 15 (NS).

E. fallax A. CL. — Eine in der letzteren Zeit in tropischen Gewässern wiederholt gesehene Art, die ich auch in den benachbarten rhodesischen Gebirgen (vgl. CHOLNOKY 1954 A) beobachtet habe. — Fig. 32. — Fundort 9.

E. fallax var. *gracillima* KRASSKE. — Sie scheint ebenfalls in saueren Standorten der Tropen allgemein verbreitet zu sein (CHOLNOKY 1952, 1954 A). — Fig. 33. — Fundorte 1, 6.

E. mogolensis CHOLNOKY (1954 B). — Die Waterberge, wo die Art entdeckt wurde, sind nicht zu weit von diesen Standorten entfernt. In

dem einzigen angeführten Material habe ich sehr typische Exemplare gesehen. — Fundort 9.

E. polydentula BRUN. — Eine bisher noch nur selten gesehene, in ähnlichen tropischen Standorten wahrscheinlich aber öfter vorkommende, stenotypisch azidophile und eurytypisch mesotherme Art, die als solche selbstverständlich »halophob» ist. — Fig. 34, 35. — Fundorte 5, 9.

E. porcellus CHOLNOKY (1953 B, 1954 A). In der letzteren Zeit habe ich diese kleine, charakteristische *Eunotia* bei pH 5—6 öfter in Südafrika gesehen. Die Figur stellt ein Exemplar mit etwas abweichenden Umrisslinien dar. — Fig. 36. — Fundorte 3, 10, 13.

E. Rabenhorstii CL. var. *monodon* GRUN. — Es ist sehr auffallend, dass die typische Form in tropischen Gewässern weder durch HUSTEDT (1937—39), noch durch KRASSKE (1948), noch durch mich (CHOLNOKY, 1954 A) aufgefunden wurde, demzufolge halte ich es sehr wahrscheinlich, dass in dieser »var. *monodon*» eine »gute», selbständige Spezies vorliegt, die nur durch gewisse zufällige Ähnlichkeit mit *E. Rabenhorstii* CL. verbunden wurde. Es wäre vielleicht besser, sie weiterhin als Spezies aufzufassen, in welchem Falle meiner Meinung nach die Benennung »*E. Grunowiana*» die richtigste sein könnte. Die reichlichen Funde sowohl hier als auch in Süd-Rhodesien beweisen, dass die Art azidophil bis azidobiontisch, meso- oder polytherm ist. Ich bemerke noch, dass ihre Schalen immer deutlich heteropol sind, die Asymmetrie der beiden Polen kommt zumindest in dem Verlauf der polaren Transapikalstreifen immer zum Ausdruck. Um die bisher noch nicht gut bekannte Variation der Art anzudeuten, habe ich auf den Fig. 37—41 einige der in den unten angeführten Materialen gesehenen Schalen dargestellt. — Fundorte 5, 6 (ZH), 8 (ZH), 10 (NS), 13 (NS), 15.

E. Rabenhorstii CL. var *irregularis* n. var. [oder vielleicht richtiger *E. Grunowiana* (GRUN.) var. *irregularis* n. var.]. — Die Form der Schalen ist meistens schlanker, als bei der vorhergehenden Art, die Apikalachse ist auch hier mehr oder minder heteropol. Die Asymmetrie kann manchmal so weit gehen, dass einseitige »sekundäre» Buckels auf der breiteren Hälfte der Schalen entstehen können (Fig. 43). Länge 15—25 μ, maximale Breite etwa 7 μ. Die Transapikalstreifen verlaufen sehr unregelmässig und stehen manchmal besonders stellenweise in der Schalenmitte bei längeren Exemplaren auffallend weit, 10—12, in einzelnen Fällen sogar 8—9 in 10 μ. An den Schalenenden ist die Streifung der typischen *E. Grunowiana* ähnlich. Ich habe einige Zweifel, ob diese Form mit dem Typus zu verbinden oder richtiger als selbständige Art

aufzufassen wäre, da die Unterschiede in der Form und Struktur der Schalen zu weitgehend sind. Jedenfalls konnte ich keine Übergänge feststellen, obzwar in dem selben Material auch *E. Rabenhorstii* var. *monodon* (=*E. Grunowiana*) reichlich vertreten war. — Fig. 42—45. — Fundort 8 (NS).

E. Schweickerdtii n.sp. — Eine eigentümlich gebaute, sicher meso- oder polytherme (=»tropische») *Eunotia* aus der Verwandtschaft der *E. parallela* E., mit der sie aber nicht zu verbinden ist. Die Schalen der Art sind auch »wurstförmig», ihre Bauchseite ist aber nur schwach gekrümmt, mit der die Dorsallinie parallel verläuft. Die Enden sind breit und gleichmässig gerundet und ebenso wie bei *E. parallela,* nicht vorgezogen, nicht gestutzt oder auf einer Seite eingedrückt. Nur bei den längsten Exemplaren konnte ich eine kleine Unregelmässigkeit im Verlauf der Ventral- und Dorsallinie beobachten (Fig. 46), die aber auch bei diesen miteinander parallel bleiben. Länge 50—70 μ, Breite 6—7 μ. Den auffallendsten Unterschied zeigen die Endknoten. die nicht in den Ecken der ventralen Schalenenden zu finden, sondern sehr deutlich mehr nach der Mitte zu verschoben und auch mehr in der Mittellinie der Schalen gelagert sind. Mit dem Ventralrand sind sie durch einen Rhaphespalt(?) verbunden und ausserdem tragen sie ein eigenartiges Anhängsel in der annähernden Mittellinie der Schale, das sowohl polwärts als auch nach der Schalenmitte zu entwickelt ist. In der letzteren Richtung liegen diese stark lichtbrechenden und darum auffallenden Äste in der bekannten Längsleiste (»Pseudorhaphe»). Letztere ist in der ganzen Länge der Schalen gut entwickelt und verbindet die beiden Endknoten miteinander. Die »Pseudorhaphe» ist dadurch noch mehr auffallend, dass die Transapikalstreifen auf der ventralen Schalenhälfte etwas dichter stehen und nicht mit denen der Dorsalhälfte korrespondieren. Eine Pseudorhaphe ist allerdings auch bei *E. parallela* auf der Valvarseite sichtbar, sie ist aber viel mehr ventralwärts verschoben. Die bei *E. parallela* sehr regelmässige Streifung ist bei *E. Schweickerdtii* sehr unregelmässig. Die Anzahl der Transapikalstreifen ist auch bei *E. Schweickerdtii* etwa 14, auf der Dorsalseite meistens nur 10—12 (manchmal etwas dichter) in 10 μ, die auch in der Nähe der Polen nicht auffallend dichter werden. Eine wahrscheinlich noch mehr in dem Verwandtschaftskreis dieser Art gehörige *Eunotia* hat HUSTEDT (1952) aus Brasilien unter *E. curvula* HUST. beschrieben, mit der sie im Bau des Endknotens aber in keinen anderen morphologischen Merkmalen der Schale übereinstimmt. Hier bemerke ich noch, dass die scheinbare Verlängerung des Endknotens in polarer

Richtung auch bei *E. Schweickerdtii* ein länglicher Porus sein kann. — Die Art widme ich dem Herrn Prof. H. G. SCHWEICKERDT, dessen Eifer diese interessanten Materiale zu danken sind. — Fig. 46, 47. — Fundorte 3, 4.

E. similis HUST. — Diese Art habe ich in Afrika, allerdings nur in saueren Gewässern, sehr oft gesehen (vgl. CHOLNOKY 1953 B, 1954 A und C), die sich hier somit als eine für pH natürlich »empfindliche» Art erweist. Autochton kann sie natürlich keinesfalls bei pH 8 (!) vorkommen (vgl. HUSTEDT 1937—39). Wie es auf Grund meiner bisherigen Erfahrungen zu erwarten war, ist sie auch in einigen dieser Materialen eine der häufigsten *Eunotien*. — Fundorte 5 (ZH), 6 (H), 8, 10 (NS), 11 (ZH), 15 (ZH).

E. Siolii HUST. (1952). — Die Art ist in geeigneten Standorten in Afrika wahrscheinlich allgemein verbreitet (vgl. CHOLNOKY 1953 B) und sehr gut durch ihre Streifung und gestutzte Enden charakterisiert, die eine Verwechslung mit den kleineren Exemplaren der *E. subaequalis* HUST. ausschliesst. Um die Variabilität der Art in diesen Materialen festzulegen, habe ich drei der gesehenen Exemplare auf den Fig. 48—50 dargestellt. — Fundorte 10 (NS), 14, 15 (ZH).

E. subaequalis HUST. (1937—39 oder A. SCHM. Atl. T. 382, Fig. 5—10). — Ebenfalls eine der häufigsten *Eunotien* saurer südafrikanischer Gewässer (vgl. CHOLNOKY 1953 B, 1954 A und C). Ein auffallend kleines Exemplar aus dem Material 3, die auch sehr weit gestreift ist (Länge 16 μ, Breite 4,5 μ, etwa 10 Streifen in 10 μ) und doch nicht mit der vorhergehenden Art zu verwechseln ist, habe ich auf der Fig. 51 dargestellt und bemerke, dass sie mit gleitenden Übergängen an dem Typus gebunden war, so dass eine Benennung kaum in Frage kommen kann. — Fundorte 1 (NS), 2, 3 (ZH), 4 (SH), 5 (ZH), 6, 7, 9 (ZH), 10 (NS), 11, 12, 15.

E. tenella (GRUN.) HUST. var. *densestriata* CHOLNOKY (1953 B). In einem dieser Materialen kommt diese kleine, in Transvaal entdeckte später aber auch in Rhodesien beobachtete (CHOLNOKY 1954 C) Varietät reichlich vor, von denen ein kleines Exemplar auf der Fig. 52 dargestellt wurde. — Fundort 4 (NS).

E. Tschirchiana O. M. — In dem unten angeführten einzigen Standort kommt diese Art in sehr typischen Exemplaren in einer mässig grossen Anzahl vor, so dass angesichts des Fundortes und des Vorkommens eine Verschleppung nicht ausgeschlossen ist, und so könnte sie hypothetisch aus einem Kleingewässer mit einem hohen pH hierher gelangt sein. Ohne einer eingehenden ökologischen Untersuchung kann

ich aber den »ökologischen Charakter» dieser Art noch keinesfalls als bekannt annehmen, da sie hier sicher in einer saueren Umgebung in einer weiterhin typisch azidophilen Assoziation vorkommt. Der neueste Fund HUSTEDTS (1953) aus der Oase Gafsa in Tunis ist floristisch wohl sehr wertvoll, kann aber die Frage der Ökologie dieser nur selten gesehenen Art doch nicht entscheiden, da z.B. nicht einmal das pH des Oasenteiches bekannt ist und da in der Liste der im Teiche gefundenen Flora auch *Anomoeoneis brachysira* (BRÉB.) CL. vorkommt (und bei HUSTEDT kann sicher keine Sprache von einer Verwechslung bei der Identifikation sein), die auch durch HUSTEDT (z.B. 1937—39, Bd. 15: 219) selbst als »stenotop» »in Beziehung auf dem pH-Wert» bezeichnet wurde, die eine »Massenentwicklung» um pH 5,5 zeigt, ist die Annahme vollkommen berechtigt, dass in diesem Oasenteich zumindest ein Teil der gefundenen Diatomeen heterochton ist. Solange man aber mit nur einer »Sammelprobe» arbeitet, die für floristische Entdeckungen sehr gut geeignet sein kann, ist es mehr als gewagt, über Ökologie zu sprechen. — Fig. 53, 54. — Fundort 15.

E. valida HUST. — Die gesehenen Exemplare sind wohl schlank, sie bleiben aber auch in dieser Hinsicht in den Rahmen der HUSTEDTschen Diagnose. Die Form und die auffallend starke Verkieselung der Schalen schliessen eine Verwechslung mit anderen Arten aus. *E. valida* habe ich übrigens auch in den benachbarten Vumba-Bergen Süd-Rhodesiens aufgefunden (CHOLNOKY 1954 A), so dass sie in entsprechenden Fundorten des südlichen Afrikas wahrscheinlich mehr verbreitet ist. — Fig. 55. — Fundort 1.

E. vumbae CHOLNOKY (1954 A). – Ebenfalls ein Beweis für die Beziehungen dieser Standorte mit den südrhodesischen, wo die Art in den Vumba-Bergen entdeckt wurde. Allerdings sind die hier gesehenen Exemplare im Durchschnitt kleiner, manchmal kaum 15 μ lang, die sonst aber sehr typisch und der ursprünglichen Diagnose entsprechend sind. — Fig. 56—58. — Fundorte 6, 8.

Frustulia Chasei CHOLNOKY (1954 A). — Diese in der Umgebung von Umtali in Südrhodesien entdeckte Art kommt zerstreut auch in Nord-Transvaal vor. — Fig. 59. — Fundorte 3, 4.

Gomphonema Clevei FRICKE (=*G. brachyneura* O. M.). — Die Art ist in Afrika eine charakteristiche Form neutraler und schwach alkalischer Gewässer, in welchen sie eine grosse Variabilität zeigt. Die Behauptung HUSTEDTS (1937—39), nach welcher die Art auf den Sunda-Inseln eine grössere Variabilität zeigen sollte, ist sicher etwas verfrüht, da die Diatomeenflora von Afrika grösstenteils auch heute noch als

unbekannt gelten muss, obzwar eben *G. Clevei* zu den wenigen Arten gehört, die auch die älteren Autoren mitgeteilt haben (ausser O. MÜLLER 1905 auch FRITSCH und RICH 1925, ERLANDSSON 1928, RICH 1937 usw.), die Zuverlässlichkeit dieser Angaben ist aber wahrscheinlich nur im Falle O. MÜLLERS und ERLANDSSONS gesichert (vgl. auch CHOLNOKY 1954 C). Ich finde die Art neuerdings regelmässig in allen neutralen und schwach alkalischen Gewässern, besonders in Bächen vor, wo sie eine Variabilität zeigt, die der auf den Sunda-Inseln ähnlich ist. Da die Art zwischen pH 7—7,5 das Optimum erreicht, ist ihr spärliches, wahrscheinlich auch heterochtones Auftreten in den hier untersuchten Materialen gut verständlich. — Fundorte 3, 4, 7.

G. javanicum HUST. (1937—39). — Die Art ist auf Grund der Diagnose HUSTEDTS sehr leicht von dem *G. parvulum* und seine Formen zu trennen, desto mehr, da die Gallertporen am Fusspol bei *G. javanicum* sehr deutlich sichtbar und die Transapikalstreifen auch nicht *parvulum*-artig fein, aber robuster, obzwar ebenfalls undeutlich punktiert sind. Die Variabilität der Art ist in diesen Standorten ziemlich gross, zwischen den sehr vielen typischen Exemplaren kommen einzelne mit gar nicht oder kaum vorgezogenen Kopfenden vor. Die Übergänge sind ganz allmählich. Ökologisch kann man die Art vorläufig gar nicht charakterisieren, da man so etwas auf Grund spärlicher rein floristischer Angaben, in welchen stillschweigend aber sehr optimistisch angenommen wird, dass die Art in allen Fundorten wirklich leben und sich normal vermehren konnte, keinesfalls leisten kann. Diese Funde hier lassen das Vorkommen bei pH 6,8 auf Bali (Danau Bratan) doch nicht so ganz unnatürlich erscheinen (vgl. HUSTEDT l.c., Bd. XV: 435). — Fig. 60—63. — Fundorte 1, 3 (H) 10, 15.

Navicula adnata HUST. — Die in dem unten angeführten Material gesehenen wenigen Exemplare sind etwas dichter gestreift (auch in der Mitte bis 18 Streifen in 10 μ), wie es in der Diagnose HUSTEDTS (1937—39, Bd. XV: 264) angegeben wurde. Die Form der Schalen stimmt besser mit der Diagnose (l.c.) und Zeichnungen l.c., T. XIX, Fig. 16, 17, als mit den Abbildungen in A. SCHM. Atl. T. 400, Fig. 6—9 überein, ich halte es aber wahrscheinlich, dass hier nur eine phänotypische Variation vorliegt. Auf Grund der gesehenen wenigen Exemplare konnte ich diese Frage keinesfalls entscheiden. Nach HUSTEDT wäre sie eine alkaliphile Aërophyt, obzwar seine Fundortenliste meistens Moospolster angibt, wo das pH auch im Falle niedrig sein kann, wenn die Umgebung alkalisch ist. Dieser Standort 4 mit seinen *Eunotia sub-*

aequalis-, E. tenella var. *densestriata-* und *Frustulia rhomboides*-Mengen kann kaum als alkalisch gelten. — Fig. 64. — Fundort 4.

N. brekkaensis PETERSEN. — Es ist seit den Untersuchungen HUSTEDTS (1937—39) bekannt, dass in den Tropen meistens die langen Exemplare der Art überwiegen, unter denen in diesen Standorten auch ungewöhnlich lange beobachtet werden konnten (z.B. Länge 41 μ, Breite 4 μ, Fig. 65). Ich muss es aber bemerken, dass hier in manchen Standorten (z.B. 13) unter den normalen auch viele echt »isländisch» kleine (vgl. PETERSEN 1928) zu beobachten waren, die mit gleitenden Übergängen zu den in den Tropen typischen Formen gebunden waren. — Fundorte 10 (NS), 12, 13 (SH), 14, 15 (NS).

N. cymbelliformis n.sp. — Die Art steht vielleicht der *N. kuripanensis* HUST. und der *N. cryptocephaloides* HUST. am nähesten. Die Form der Schalen ist am meisten der *N. cryptocephaloides* ähnlich, lanzettlich, an den Polen deutlich vorgezogen, aber viel schlanker, da sie bei einer Länge von 30—35 μ nur etwa 5 μ breit ist. Die Form der Schale macht eine Verbindung mit *N. kuripanensis* ebenfalls unmöglich, obzwar die Streifung, zumindest was ihre Dichte betrifft, besser mit letzterer übereinstimmt, da bei *N. cymbelliformis* ziemlich konstant 20 Transapikalstreifen in der Mitte der Schalen auf 10 μ fallen, die aber hier auch nach den Polen zu nur unbedeutend enger werden. Die Axialarea ist auch abweichend, da sie nicht so eng, vielmehr, besonders bei einzelnen Exemplaren (Fig. 67) deutlich lanzettlich ist. Die Streifen stehen in der Mitte der Schalen parallel oder sehr schwach radial, und bleiben auch in der Nähe der Polen schwach radial. Die Zentralporen der Rhapheäste stehen mässig weit voneinander entfernt. Der Endknoten ist gut entwickelt und das Endspalten der Rhaphe deutlich, die Rhaphespalten selbst gerade und auch in der Nähe des Mittelknotens kaum gekrümmt. Einen weiteren auffallenden Unterschied bilden die um den Mittelknoten sehr unregelmässig verkürzten Transapikalstreifen, wodurch aber doch keine deutlich abgesetzte Zentralarea gebildet wird. — Fig. 66, 67. — Fundort 1.

N. debegenica n.sp. — In dem unten angeführten Material habe ich mehrere Exemplare einer *Navicula* beobachtet, die meiner Meinung nach der Gruppe der »*Naviculae minusculae*» angehören muss, die sich aber mit keinem der mir bekannten Vertreter dieser Gruppe verbinden lässt. Die Schalen sind in der mittleren $^1/_3$ ihrer Länge linear, in den polwärts liegenden dritteln keilförmig zugespitzt und abgerundet, nicht vorgezogen. Die Schalen sind auch viel grösser, um die Art mit etwa *N. minuscula* GRUN. verbinden zu können, und da die Valven

keine Depressionen zeigen, ist eine Verbindung mit *N. Krasskei* HUST. ebensowenig möglich. Länge 18—20 μ, Breite 5—6 μ, die Variationsbreite der Art ist aber mit diesen Angaben kaum erschöpft, da ich in dem Material nicht besonders viele Exemplare gesehen habe. Die Rhaphe ist gerade, fadenförmig, Zentralporen mässig weit gestellt. Die Streifen konnte ich in Monobromnaphtalin-Präparaten in Phasenkontrast nur in dem mittleren Abschnitt etwas deutlicher auflösen, sie sind sicher mehr als 42—44 in 10 μ. Die Grenzen der auch in der Mitte nicht erweiterten Axialarea sind immer deutlich sichtbar. Hier bemerke ich noch, dass die Punktierung der Streifen auf den Figuren den wirklichen Verhältnissen nicht entspricht und ist nur eine technische Darstellung der unsicherer Sichtbarkeit. — Fig. 68. — Fundort 10.

N. Hambergii HUST. (1937—39; A. SCHM. Atl. T. 400, Fig. 12—15 unter *N. quadripartita* HUST.; über die Systematik und Synonymik der Art s. HUSTEDT 1943: 281). — Die gesehenen Exemplare waren manchmal nur 12 μ lang. Die Polen der kleinsten Schalen sind kaum vorgezogen. Manche grosse Exemplare haben auch eine von den oben angeführten Zeichnungen HUSTEDTS abweichende Form gezeigt, da aber alle diese Varianten mit gleitenden Übergängen an dem Typus gebunden sind und wahrscheinlich auch zu dem normalen Formwechsel der Art gehören, ist eine Benennung überflüssig. Einige der gesehenen abweichenden Formen habe ich auf den Fig. 72—75 dargestellt. — Fundorte 1 (NS), 3, 15.

N. invicta HUST. (1937—39, auch in A. SCHM. Atl. T. 402, Fig. 63) erscheint mir eine mehr allgemein verbreitete Bewohnerin der saueren, O_2-reichen Kleingewässern der tropischen Gebirge dieses Gebiets zu sein, da ich sie auch in den benachbarten südrhodesischen Vumba-Bergen auf ähnlichen Standorten nachweisen konnte (vgl. CHOLNOKY 1954 A). — Fig. 76, 77. — Fundorte 10, 15.

N. Kotschyi GRUN. — Die Art scheint in O_2-reichen, saueren Kleingewässern und »aërophytischen» Standorten auch in den Tropen allgemein verbreitet zu sein (vgl. CHOLNOKY 1952). Die Meinung HUSTEDTS (1937—39) über die Ökologie der Art — die eigentlich sich selbst widerspricht, erweckt den Eindruck, dass bei dem, wahrscheinlich kolorimetrischen, Messen des pH der aktuelle Zustand am Tage registriert wurde, wobei in Kleingewässern durch das Assimilations-O_2 das pH selbst mit 2,0 höher ausfallen kann. Bei Quellen mit erneutem Wasser kann sich dieser Fehler viel minder gelten lassen. MESSIKOMMER (1942) hat die Art übrigens auch nur bei niedrigem pH gefunden. — Fig. 78. — Fundort 6 (H).

N. Kraeuselii n.sp. — Die Art gehört in der Gruppe der »*Naviculae mesoleiae*» und ist morphologisch wohl noch am meisten mit der *N. Voigtii* MEISTER (1932) verwandt, mit der sie aber keinesfalls zu verbinden ist. Abgesehen von der gänzlich abweichenden Struktur der Schalen, konnte ich mich über die Selbständigkeit dieser Art auch durch Vergleichung überzeugen, da ich die echte *N. Voigtii* in der letzteren Zeit in Südafrika, auf einem wohl unerwarteten Standort, auffinden konnte. Die Schalen der *N. Kraeuselii* sind breitlanzettlich mit immer deutlich vorgezogenen Enden. Ihre Länge variiert zwischen 45—90 μ, die Breite 18—28 μ. Die Rhaphespalten sind ± S-förmig gebogen, die Zentralporen nach der einen Seite abgebogen. Die Endspalten sind in Schalenansicht nur teilweise sichtbar, da die grösste Hälfte des bogenförmigen Spaltens in der Pleuralseite liegt. Sie zeigen mit ihren konvexen Seiten in dieselbe Richtung, in welcher die Zentralporen abgebogen sind. Die Axialarea ist lanzettlich, transapikal asymmetrisch, in der Mitte durch eine eigenartige Verkürzung der Streifen transapikal ± stark erweitert und durch die letzten, grösseren, stärker lichtbrechenden Punkte der Transapikalstreifen, die von den übrigen Punkten durch einen grösseren Abstand geschieden sind, gesäumt. Die Transapikalstreifen sind in der Mitte radial, in der Nähe der Polen stark radial, in der Mitte etwa 11—12, etwas weiter polwärts 12—13 und in der Nähe der Polen 13—15 in 10 μ, grob punktiert, in der Mitte der Schalen etwa 16—18 Punkte in 10 μ. Am Schalenrande ist der erste Punkt der Streifen länglich, strichförmig und auffallend gross, die den Schalenrand selbst, besonders bei grösseren Exemplaren deutlich sichtbar, nicht erreichen und auch von den übrigen Punkten der Streifen ebenfalls durch eine regelmässige, ziemlich breite, dem Schalenrand parallele Leiste getrennt werden. Bei sehr vielen Exemplaren habe ich auch unregelmässig zwischengeschobene kürzere Streifen gesehen, die am Schalenrande die schon beschriebene Struktur aufweisen und nach der Mitte zu mit den normal langen zu verschmelzen scheinen. Die

---

Fig. 53—89. — 53, 54 *Eunotia Tschirchiana* O. M. — 55 *E. valida* HUST. — 56—58 *E. vumbae* CHOLNOKY — 59 *Frustulia Chasei* CHOLNOKY — 60—63 *Gomphonema javanicum* HUST. — 64 *Navicula adnata* HUST. — 65 *N. brekkaënsis* PETERSEN — 66, 67 *N. cymbelliformis* n.sp. — 68 *N. debegenica* n.sp. — 69—71 *N. lapidosa* KRASSKE — 72—75 *N. Hambergi* HUST. — 76, 77 *N. invicta* HUST. — 78 *N. Kotschyi* GRUN. — 79, 80 *N. Kraeuselii* n.sp. — 81 *N. seminuloides* HUST. — 82, 83 *N. Thienemannii* HUST. var. *africana* n. var. — 84, 85 *N. tridentula* KRASSKE — 86 *Pinnularia borealis* E. var. *rhodesica* CHOLNOKY — 87 *P. brasiliensis* HUST. var. *debegenica* n. var. — 88 *P. caloneiformis* HUST. — 89 *P. debegenica* n. sp. — Vergr. 1330/1.

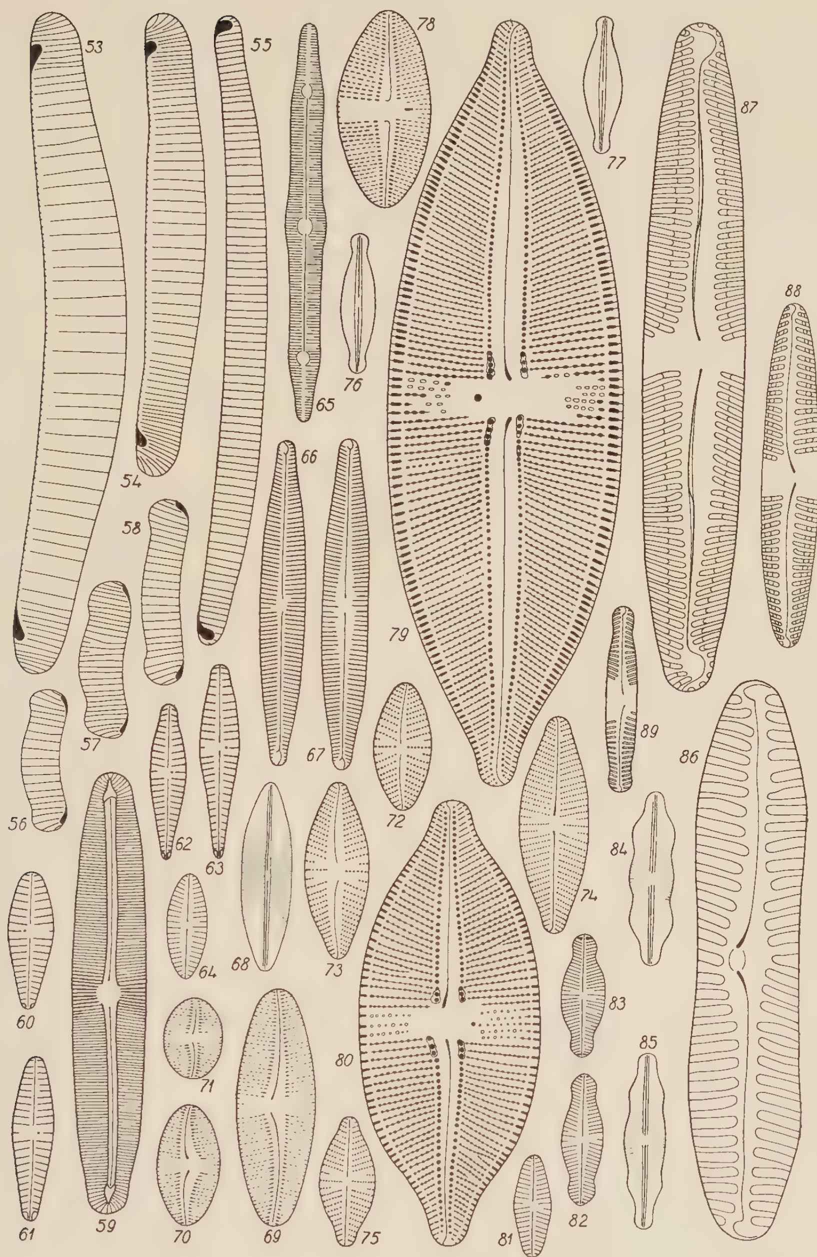

53
55
78
87
77
76
65
88
54
66
58
79
67
89
86
57
72
84
56
62
63
74
68
73
83
60
64
85
80
71
61
59
70
69
75
81
82

Fig. 53—89.

mittleren Streifen sind unregelmässig verkürzt, wobei einzelne Poren der Streifen normal, die übrigen nur schattenhaft, wahrscheinlich minder tief entwickelt sind. In der Richtung des mittelsten Streifens auf einer Seite der Zentralarea befindet sich ein deutlicher Porus, der manchmal durch einen grösseren (Fig. 79), in anderen Fällen nur durch einen unbedeutenden Abstand (Fig. 80) von den schattenhaft entwickelten letzten Poren des mittleren Streifens getrennt sind. Die Punkte, die die Axialarea begleiten, sind in der Nähe des Zentralknotens durch eine weitere Aushöhlung des Zellwandes miteinander verbunden, wobei aber ihre Individualität erhalten bleibt. — Die Art benenne ich, als Andenken an seiner Afrika-Reise, in welcher er auch die Gelegenheit zum Sammeln dieser Materialen geschaffen hat, zu Ehren des Herrn Prof. Dr. R. KRAEUSEL aus Frankfurt a.M. — Fig. 79, 80. — Fundorte 1 (ZH), 3.

N. lapidosa KRASSKE. — Diese in den unten angeführten Materialen reichlich vorkommende *Navicula* habe ich mit einigem Zweifel als *N. lapidosa* identifiziert, da sie nicht vollkommen mit den Zeichnungen HUSTEDTS (in A. SCHM. Atl. T. 400, Fig. 69—72) übereinstimmt. Bei den gesehenen Exemplaren verläuft die Rhaphe nicht gerade, aber immer leicht bogenförmig gekrümmt (auch bei den kleinsten Individuen, Fig. 71), dementsprechend ist die mässig enge Axialarea auch etwas unsymmetrisch. Ob die Unterschiede in der Streifung nur der Zeichentechnik HUSTEDTS zuzuschreiben ist, konnte ich nicht entscheiden, bei den gesehenen Exemplaren sind die Streifen aus in Phasenkontrast deutlich sichtbaren länglichen, strichförmigen Punkten aufgebaut, von denen die letzten an der Axialarea gröber und deutlicher sind, wodurch die Axialarea einen Saum erhält. Die Variation, Schalengrösse, Streifenzahl und Streifengang entsprechen den zitierten Abbildungen besser, obzwar in diesen reichen Materialen neben den normalen auch sehr kleine und sehr grosse Individuen zu finden waren. Die Länge der Schalen in 10. — Fig. 69—71. — Fundorte 11 (NS), 15 (NS).

N. seminuloides HUST. (1937—39). — Die hier gesehenen, etwas lanzettlichen Formen halte ich dem Typus identisch, besonders nachdem HUSTEDT (1953) ähnliche Formen aus der Oase Gafsa ebenfalls zu dem Typus eingereiht hatte. Die Art scheint in diesem Gebiete (in den Bergen um der südrhodesischen Grenze) in entsprechenden Standorten ziemlich allgemein verbreitet zu sein (vgl. CHOLNOKY 1952, 1954 A). — Fig. 81. — Fundorte 10, 11, 12.

N. Thienemannii HUST. var. ***africana*** n. var. — Die hier gesehenen Exemplare weichen so weitgehend von dem HUSTEDTschen Typus ab,

dass ich sie als eine selbständige Varietät auffassen muss. Eine wirklich korrekte Beurteilung der Lage ist dadurch erschwert, dass die Zeichnungen HUSTEDTS in A. SCHM. Atl. T. 402, Fig. 53—56 und in 1937—39, Bd. XV: T. XVII, Fig. 16, 17 untereinander auch verschieden sind. Diese Varietät unterscheidet sich von dem Typus durch die mehr lanzettliche Form der Schalen, die an den Enden breit kopfig sind. Die polaren Enden sind nicht breit und gleichmässig, sondern immer ± deutlich keilförmig abgerundet. Die gesehenen Exemplare waren 12—15 μ lang und 4—5 μ breit (also auch beträchtlich kürzer, als der Typus) mit etwa 25 Transapikalstreifen in der Mitte in 10 μ, von welchen einzelne bei manchen Exemplaren unregelmässig weiter gestellt sein konnten (Fig. 82). Die Streifen in der Schalenmitte sind immer unregelmässig verkürzt. Die lanzettliche Axialarea kann manchmal ziemlich breit sein. Die Schattenlinien in der Nähe der Polen (Septen?), sowie die Punktierung der Streifen entspricht den HUSTEDTschen Zeichnungen in A. SCHM. Atl. l.c. und sind besonders im Phasenkontrast deutlich sichtbar. — Fig. 82, 83. — Fundort 1.

N. tridentula KRASSKE (vgl. HUSTEDT in A. SCHM. Atl. T. 400, Fig. 85—87). — Die Art scheint in den tropischen Gebirgen um der südrhodesischen Grenze unter azidophilen-azidobiontischen Voraussetzungen häufiger vorzukommen (vgl. CHOLNOKY 1954 A). Ich bemerke noch, dass die Struktur bei den hier gesehenen Exemplaren bei weitem nicht so deutlich, wie bei denen aus dem Vumba-Gebirge war, indem ich hier die Streifung nur in der Nähe des Mittelknotens deutlicher sehen konnte. Die Streifenzahl ergab sich auch bei diesen Exemplaren auf 40—42 in 10 μ. Unter den normalen habe ich auch etwas breitere (Breite bis 4,5 μ) Individuen gesehen. — Fig. 84, 85. — Fundort 7.

Nitzschia parvuloides CHOLNOKY (1953 B). — Diese in saueren Gewässern Transvaals entdeckte Art scheint in entsprechenden Standorten des Gebiets eine ziemlich allgemeine Verbreitung zu haben (CHOLNOKY 1954 A, 1954 C). — Fundorte 3, 4, 5, 9, 10, 13, 15 (NS).

N. parvuloides f. *curta* CHOLNOKY (1954 A) — kommt zwischen den typischen Formen meistens vereinzelt, manchmal aber auch »isoliert» vor. In dem unten angeführten Materiale habe ich auch sehr kurze, nur 17—18 μ lange, Exemplare beobachtet. — Fundort 8.

Pinnularia borealis E. var. *rhodesia* CHOLNOKY (1954 A). — Diese in den Vumba-Bergen entdeckte und an *P. lata* (BRÉB.) W. SM. f. *thuringiaca* (RABH.) A. MAYER erinnernde Varietät scheint in diesen saueren, O_2-reichen, tropischen Gewässern in der Nähe der Grenze von Nord-

Transvaal (vielleicht auch in anderen ähnlichen Lokalitäten des südlichen Afrika) häufiger vorzukommen. — Fig. 86. — Fundort 15.

P. brasiliensis HUST. var. ***debegenica*** n. var. — Die typische Form HUSTEDTS (A. SCHM. Atl. T. 389, Fig. 10) habe ich in den Vumba-Gebirgen Südrhodesiens aufgefunden, von der die hier gesehenen Exemplare einige Abweichungen gezeigt haben, die mir eine Absonderung dieser Formen nötig erscheinen liessen. Die Form der Schalen, deren Länge 65—70 μ beträgt, ist nicht linear sondern linear-elliptisch mit schwach und breit vorgezogenen Enden. Sie sind auch breiter als der Typus, da sie meistens eine Breite von 10 μ erreichen. Die Rhaphe zeigt deutlich einen komplexen Bau, so dass die Art sicher in der Gruppe »*Complexae*» einzureihen wäre. Die Form der Areas, Anzahl und Verlauf der Streifen entspricht dem Typus. — Fig. 87. — Fundort 1.

P. caloneiformis HUST. (1937—39, Bd. XV: 397, T. XXIII, Fig. 6 und A. SCHM. Atl. T. 385, Fig. 8). — Obwohl die gesehenen Exemplare nur 35—45 μ lang und 6 μ breit, mit 11—12 Transapikalstreifen in 10 μ, waren, erscheint es mir zweifellos auch durch die sehr charakteristische Struktur der gesehenen Schalen, dass sie mit der HUSTEDTschen Art identisch sind, desto mehr, da HUSTEDT nur wenige Exemplare gesehen hatte, die kaum die volle Variation der Art erfassen konnten. Die Art ist wahrscheinlich mehr azidophil und ist im Fischteich am Puntjakpass in Westjava sicher nicht autochton. — Fig. 88. — Fundort 9.

P. debegenica n.sp. — Eine kleine Art aus der Verwandtschaft der *P. acoricola* HUST. und *P. obscura* KRASSKE, mit denen sie aber nicht zu verbinden ist. Die Schalen sind linear oder linear-lanzettlich, schlank, an den Enden lang und breit schwach kopfig vorgezogen. Länge: 18—23 μ, Breite: etwa 4 μ. Die Rhapheäste sind etwas verbogen mit einem nicht langen Polspalten, die nach derselben Seite konvex in welcher die einander nicht besonders weit entfernten Zentralporen abgebogen sind. Die Axialarea ist eng und nach der Mitte zu asymmetrisch lanzettlich verbreitet. Die Zentralarea ist eine meistens asymmetrische, bei allen gesehenen Exemplaren stark entwickelte Querbinde, die auf der Seite, nach welcher die Zentralporen abgebogen sind, schmäler ist. Die Transapikalstreifen sind voneinander mässig weit gestellt, in der Mitte radial, an den Enden konvergent. Die feine Struktur, etwa 20 Streifen in 10 μ, und geringe Abmessungen schliessen eine Verwechslung mit anderen ähnlichen Arten aus. — Fig. 89. — Fundort 3.

P. Kraeuselii n.sp. — Steht vielleicht der *P. graciloides* HUST. (A. SCHM. Atl. T. 392, Fig. 2, 3; 1937—39, Bd. 15: 293) am nähesten, mit der sie aber nicht zu verbinden ist. Die Schalen sind linear-ellip-

tisch, an den Enden breit und gleichmässig abgerundet mit nicht gewellten Seitenlinien. Da ihre Länge 120—130 μ und ihre Breite etwa 18 μ beträgt, ist die Schalenform plumper, als bei *P. graciloides*. Die Rhaphespalten verlaufen leicht wellig, die Zentralporen sind einander mässig genähert, die Endspalten lang und gross, ebenso, wie bei *P. graciloides*, stark entwickelt. Die Axialarea ist linear-lanzettlich, mässig breit, etwa 1/4 der Schalenbreite einnehmend, in der Mitte undeutlich, meistens nur einseitig erweitert, wodurch eine wenig entwickelte Mittelarea entsteht, die niemals als eine Querbinde entwickelt ist. Die Transapikalstreifen stehen mässig weit voneinander entfernt, verlaufen bei den meisten Exemplaren etwas unregelmässig, in der Mitte wenig radial, an den Enden mässig konvergent, vor den mittelsten habe ich niemals den für *P. graciloides* charakteristischen, schattenartigen Kranz schwach lichtbrechender Punkte oder Flecke gesehen, 8—9 in 10, die von einem, durch die Kammeröffnungen gebildeten, schmalen, dem Schalenrande genäherten Längsband gekreuzt sind. Abgesehen von dem Bau der Rhaphe wäre eine Verbindung mit Arten aus der Gruppe »*Maiores*» [wie z.B. *P. Debesii* HUST., *P. macilenta* (E.) CL.] auch durch die bei diesen sowohl in der Mitte als auch an den Enden parallelen Streifung unmöglich. — Die Art widme ich dem Herrn Prof. Dr. R. KRAEUSEL aus Frankfurt a.M. — Fig. 90. — Fundort 15.

P. nodosa E. var. *debegenica* n. var. — Die gesehenen Exemplare waren grösser und robuster, als der Typus, da sie eine Länge von 100—110 μ und eine Breite von 13—15 μ aufwiesen. Ausserdem sind die Transapikalstreifen verhältnismässig kürzer, wie bei dem Typus, wodurch eine sehr breite Axialarea entsteht, die den welligen Konturen der Schale folgend wellig begrenzt breit lanzettlich ist. Der wichtigste Unterschied ist, dass die Transapikalstreifen auch polwärts kurz bleiben, im Gegenteil zu dem Typus noch weiterhin verkürzen und nur in einem kurzen Abschnitt der Schalen schwach konvergent sind. Der Rhaphespalt steht sehr deutlich schief. — Fig. 91. — Fundort 5.

P. Schweickerdtii n.sp. — Diese neue Art gehört in der Verwandtschaft der *P. polyonca* (BRÉB.) O. M., mit der sie aber in keiner weiteren Beziehung zu bringen ist. Die Schalen sind linear-lanzettlich mit verbreiteten, grossen, breit-kopfigen Enden, 55—65 μ lang, etwa 8 μ breit. Die Ränder der Schalen sind niemals dreiwellig. Die Rhaphe ist fadenförmig, die Zentralporen stark einseitig abgebogen, einander mässig genähert. Nach derselben Seite zeigt die konvexe Seite des langen, etwas bajonettförmigen Polspaltens. Die Axialarea ist lanzettlich, etwas unregelmässig, deutlich unsymmetrisch, die Zentralarea ist

eine ± breite Querbinde, die durch den stets ungleich starken, mässig radialen Verlauf der mittleren Transapikalstreifen ebenfalls asymmetrisch ist, die noch durch den auf der einen Seite mehr allmählichen Anschluss der Axialarea erhöht wird. Transapikalstreifen 11—12 in 10 μ, in der Mitte (beiderseits der Rhaphe asymmetrisch) schwach radial oder beinahe parallel, an den Enden konvergent, die Konvergenz ist aber niemals so stark, wie bei *P. polyonca.* — Die Art benenne ich zu Ehren des Sammlers dieser Materialen, des Herrn Prof. Dr. H. G. SCHWEICKERDT aus Pretoria. — Fig. 92. — Fundort 15.

Stauroneis pygmaea KRIEGER var. ***africana*** n. var. — Die typische Form dieser in Europa nicht besonders oft gesehenen Art habe ich in den angrenzenden südrhodesischen Gebieten (vgl. CHOLNOKY 1954 A. 1954 C) und auch in diesen Proben (Material 4) wiederholt beobachtet, in den unten angeführten Materialen, meistens von dem Typus isoliert, tritt eine andere Form auf, die wohl die gleichen Struktureigenschaften besitzt, aber in ihrer Grösse den Typus weit übertrifft. Ich habe wohl einige Übergangsformen (z.B. im Material 5) gesehen, meine aber, dass die hier zusammengefassten Individuen einem anderen Variationsbereich angehören, so dass ihre Benennung berechtigt zu sein scheint. Die Länge der Schalen der Varietät kann 28—29 μ, ihre Breite 5—6 μ, meistens 6 μ erreichen, in ihrer Form stimmt sie mit der des Typus überein. Die Breite des Stauros variiert ziemlich stark, die Form der Axialarea ist ebensowenig konstant, da sie manchmal deutlich lanzettlich ausgebildet ist (Fig. 94). Transapikalstreifen 30 in 10 μ. — Fig. 93, 94. — Fundorte, 1, 3, 5, 7, 10, 15.

Surirella Schweickerdtii n. sp. — gehört in der Verwandtschaft der *S. gracilis* (W. SM.) GRUN. und *S. delicatissima* LEWIS, von der letzteren ist sie aber so tiefgreifend durch ihre Abmessungen, Struktur und Verkieselung verschieden, dass eine Vergleichung kaum möglich ist. Die Schalen der Art sind vollkommen isopol, aber nicht linear und an ihren Enden keilförmig gerundet, sondern linear-lanzettlich, nach den Polen zu sehr allmählich, gleichmässig verschmälert und hier breit und ebenfalls gleichmässig abgerundet. Die Länge der Schalen ist 85—110 μ, ihre Breite etwa 7 μ, so dass sie verhältnismässig viel länger und schlan-

---

Fig. 90—106. — 90 *Pinnularia Kraeuselii* n.sp. — 91 *P. nodosa* E. var. *debegenica* n. var. — 92 *P. Schweickerdtii* n.sp. — 93, 94 *Stauroneis pygmaea* KRIEGER var. *africana* n. var. — 95, 96 *Surirella Schweickerdtii* n.sp. — 97—100 *Chroococcus debegenicus* n.sp. — 101—103 *Microchaete transvaalensis* n.sp. — 104 *Characium transvaalense* n.sp. — 105, 106 *Closterium Venus* KG. var. *debegenica* n. var. — Vergr. bei den Fig. 90—96 1330/1, bei den Fig. 97—106. 580/1.

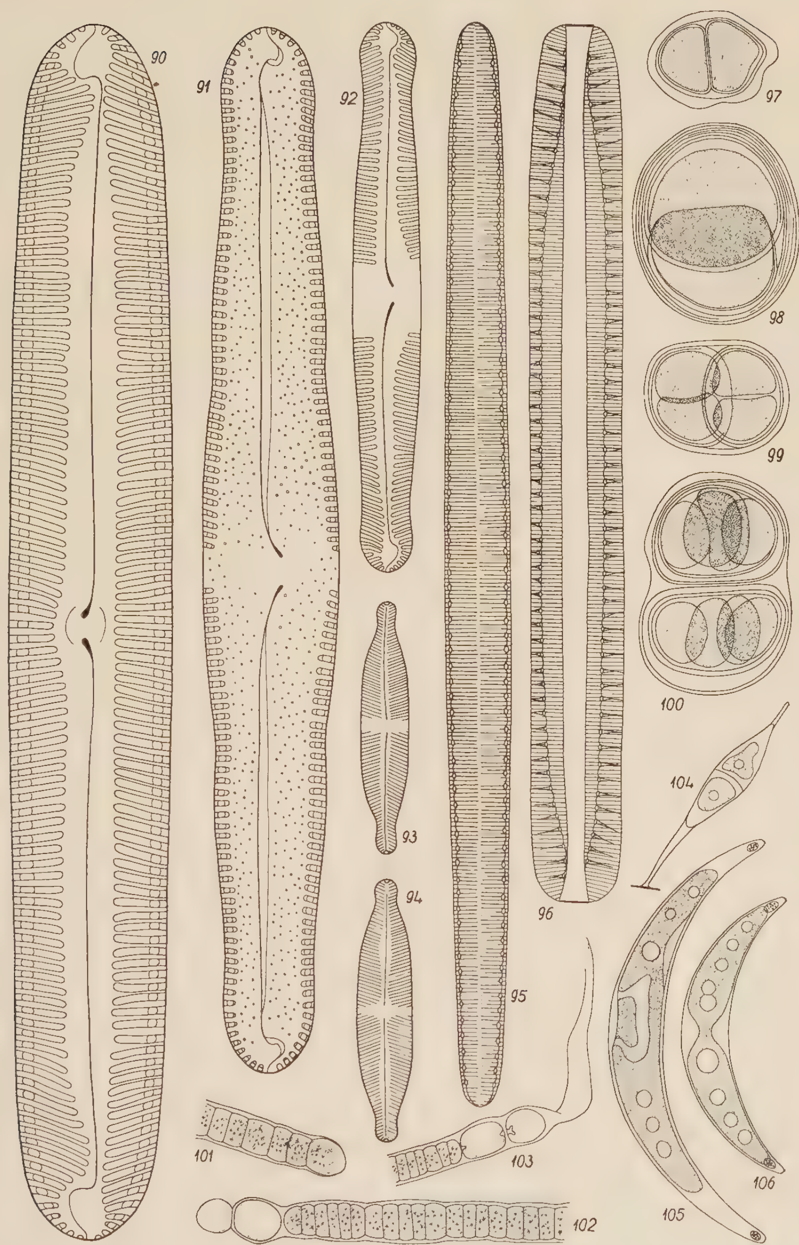


Fig. 90—106.

ker wie *S. gracilis* ist. Die Rippen sind breit, Flügelkanäle etwa 60 in 100 μ. Schalenfläche deutlich gestreift, 22—24 Transapikalstreifen in 10 μ, die in der Mittellinie eine mässig enge Pseudorhaphe frei lassen. Gürtelband linear, an den Enden etwas verschmälert, ebenfalls völlig isopol. — Die Art widme ich dem Herrn Prof. Dr. H. G. SCHWEICKERDT aus Pretoria, der diese Materialen gesammelt hatte. — Fig. 95, 96. — Fundort 4.

Bei der Untersuchung sind mir ausser den Diatomeen auch einige andere Algen aufgefallen, die sicherlich als neue Arten gelten müssen. Diese sind:

Chroococcus debegenicus n.sp. — Die Art kommt in dem unten angeführten Materiale in einer enormen Menge vor, wodurch das ganze in eine schleimige, bräunliche Gallertmasse verwandelt wird. Sie gehört in der Verwandtschaft des *C. Westii* (W. WEST) BOYE P., da die Coenobien, die Struktur der Gallerte und die Form und Position der Zellen in den Coenobien am meisten mit dieser Art übereinstimmen. Ich habe aber viele Coenobien mit acht Zellen gesehen (obzwar diese schon im Zerfallen in Vierergruppen begriffen waren) und besonders die Abmessungen der Einzelzellen — 11—18 μ — bleiben weit unter den Massen des *C. Westii*. Die Ökologie der beiden Arten scheint übereinstimmend zu sein. Einige Stadia der Entwicklung der Coenobien, deren Beobachtung durch das reichhaltige Material ermöglicht wurde, stellen die Fig. 97—100 dar. — Fundort 1.

Microchaete transvaalensis n. sp. — gehört zu den Verwandten der *M. catenata* LEMM. Die Gallertscheide ist auch hier hyalin, nicht geschichtet, farblos und mit dieser sind die Fäden 12—13 μ breit, an den Querwänden leicht eingeschnürt, die Einschnürung ist bei den älteren Querwänden tiefer. Die Länge der Zellen variiert nicht nach der Position in dem Trichom sondern augenscheinlich nach dem Teilungsrhythmus, 2,5—7 μ. Am unteren Ende der Fäden kommt entweder nur eine Heterozyste oder eine Dauerzelle und darunter eine Heterozyste vor. Die Dauerzellen werden meistens mit einem Abstand von 1—1,5 μ von den vegetativen Zellen des Trichoms getrennt, so eine Trennung kommt aber in der Jugend und bei den Heterozysten überhaupt nicht vor. Die Dauerzellen sind ellipsoidisch, ihre Längsachse fällt in der Längsachse des Trichoms, 10×12—13 μ, die Heterozysten sind kugelrund mit einem Durchmesser von etwa 9 μ. Sowohl an den Enden der Dauerzellen als auch an den Polen der Heterozysten kommen besonders

im Alter zapfenförmige Wandverdickungen vor. — Fig. 101—103. — Fundort 3.

Characium transvaalense n.sp. — Die Art steht dem *C. ornithocephalum* A. BRAUN am nähesten, von dem sie aber schon in ihrer minder asymmetrisch-halbmondförmigen Form abweicht, da die Individuen nur asymmetrisch-lanzettlich sind. Ihre Abmessungen weichen ebenfalls stark ab, da die gesehenen Exemplare etwa 60 lang waren, wovon die Zelle (ohne Stiel und Dorn) 36—37 μ ist. Die Breite ist nur 8—9 μ. — Ein zweizelliger Zustand: Fig. 104. — Fundort 3.

Closterium Venus KG. var. *debegenica* n. var. — Die in den unten angeführten Materialen gesehenen Exemplare waren ohne Ausnahme kurzer und besonders auffallend breiter als der Typus, mit dem sie sonst übereinstimmen. Länge 70—110 μ, Breite 12,5—15 μ. Sonst wie die Art — Fig. 105—106. — Fundorte 1, 4.

Ausser den schon aufgezählten selteneren und neuen, konnte ich in den vorliegenden Proben das Vorhandensein folgender, mehr allgemein verbreiteter Diatomeen feststellen:

Achnanthes affinis GRUN.: 9 (SH), 10 (ZH), 11 (H), 12, 15 (NS). — *A. exigua* GRUN.: 4. — *A. inflata* KG.: 1 (H), 3 (H), 4, 5 (SH), 6 (SH), 7, 9, 10 (ZH), 11, 13 (NS), 15 (H). — *A. lanceolata* (BRÉB.) GRUN. var. *rostrata* HUST.: 4, 5 (NS), 7, 9, 15. — *A. linearis* W. SM.: 2, 3, 4 (NS), 5, 7. — *A. linearis* var. *pusilla* GRUN.: 10, 15. — *A. microcephala* KG.: 4, 10. — *A. minutissima* KG.: 1, 2 (SH), 3 (H), 4 (SH), 5 (H), 6, 7 (SH), 8 (NS), 9, 10 (SH), 11 (H), 12, 13, 14, 15 (SH). — *A. minutissima* f. *cryptocephala* (GRUN.) HUST.: 7 (SH), 8, 15 (H).

Anomoeoneis brachysira (BRÉB.) CL.: 9.

Caloneis silicula (E.) CL. var. *truncatula* GRUN.: 4.

Cocconeis placentula E. var. *euglypta* (E.) CL.: 15.

Cymbella microcephala GRUN.: 1 (H). — *C. naviculiformis* AUERSW.: 11. — *C. turgida* (GREG.) CL.: 3, 5, 10, 15 (NS). — *C. ventricosa* KG.: 3, 4.

Diploneis subovalis CL.: 1 (ZH), 4, 7, 10, 15.

Eunotia arcus E.: 15. — *E. exigua* (BRÉB.) GRUN.: 15 (NS). — *E. praerupta* E.: 1. — *E. praerupta* var. *bidens* GRUN.: 1. — *E. tenella* (GRUN.) HUST.: 5, 9, 11, 15 (NS). — *E. trinacria* KRASSKE var. *undulata* HUST.: 6.

Fragilaria pinnata E.: 2.

Frustulia rhomboides (E.) DE TONI: 4 (ZH). — *F. rhomboides* var. *rhodesica* CHOLNOKY: 4. — *F. rhomboides* var. *saxonica* (RABH.) DE TONI: 4 (H), 5 (NS), 10, 11, 15. — *F. vulgaris* (THW.) DE TONI var. *angusta* CHOLNOKY: 9.

Gomphonema augur E. var. *Gautieri* VAN HEURCK: 4, 7. — *G. gracile* E.: 1, 2, 3, 4, 6, 7, 10, 15 (ZH). — *G. longiceps* E. var. *montanum* (SCHUM.) CL.: 3 (H), 4, 5 (NS), 7, 9, 10 (NS), 11, 12, 14, 15 (ZH). — *G. longiceps* var. *subclavatum* GRUN.: 2 (NS), 3 (NS). — *G. parvulum* (KG.) GRUN.: 2 (ZH), 3 (NS), 4 (H), 5 (H), 6, 7 (H), 9 (NS), 10 (H), 12, 15 (H). — *G. parvulum* var. *lage-*

nulum (GRUN.) HUST.: 2, 3, 4 (H), 5 (H), 6, 7, 8 (NS), 9 (NS), 10 (NS), 12, 15 (H). — *G. parvulum* var. *micropus* (KG.) CL.: 10. — *G. parvulum* var. *subellipticum* CL.: 3, 11, 15.

Hantzschia amphioxys (E.) GRUN.: 14. — *H. amphioxys* f. *capitata* O. M.: 9. — *H. amphioxys* var. *africana* HUST.: 12. — *H. amphioxys* var. *africana* f. *minuta* CHOLNOKY: 3, 5, 8, 9, 10, 11, 12, 16 (NS).

Melosira Dickiei (THW.) KG.: 1 (NS), 10 (ZH), 13, 15. — *M. Roeseana* RABH.: 8 (NS), 15. — *M. Roeseana* var. *epidendron* GRUN.: 1 (SH), 2, 3, 5, 6 (NS), 7, 9 (NS), 12, 13, 14, 15, 15 (SH), 17 (H).

Navicula bryophila PETERSEN: 2, 3 (ZH), 5, 7, 10 (NS), 15 (NS). — *N. cari* E. var. *angusta* GRUN.: 2, 4, 5, 15. — *N. contenta* GRUN.: 3, 8, 13, 15. — *N. contenta* f. *biceps* ARNOTT: 3, 4 (H), 6, 8 (H), 11, 13 (ZH), 14, 15, 16. — *N. contenta* f. *parallela* PETERSEN: 1 (H), 5, 8 (SH), 9 (NS), 11, 12, 13, 14. — *N. contenta* f. *undulata* CHOLNOKY: 1. — *N. cryptocephala* KG.: 2, 4, 9. — *N. hungarica* GRUN. var. *capitata* (E.) CL.: 4, 10. — *N. Krasskei* HUST.: 1 (H), 2 (NS), 5, 8, 9, 10, 12, 14, 15. — *N. Lagerheimii* CL.: 3, 4, 5, 6, 8 (H), 9, 10, 11 (NS), 12, 13 (H), 15 (NS). — *N. Lagerheimii* var. *intermedia* HUST.: 8 (H), 10 (NS), 12, 15. — *N. minima* GRUN. var. *atomoides* (GRUN.) CL.: 10. — *N. mutica* KG.: 3, 9, 16 (H), 17. — *N. mutica* f. *Cohnii* (HILSE) HUST.: 4, 6, 8, 16. — *N. mutica* var. *nivalis* (E.) HUST.: 16. — *N. pupula* KG.: 5. — *N. radiosa* KG.: 2, 4, 5, 9, 15. — *N. radiosa* var. *tenella* (BRÉB.) GRUN.: 4.

Nitzschia denticula GRUN.: 4. — *N. dissipata* (KG.) GRUN.: 4. — *N. frustulum* (KG.) GRUN. var. *perpusilla* GRUN.: 2, 4, 11. — *N. linearis* (AG.) W. SM.: 1, 2, 3, 4, 15. — *N. palea* (KG.) W. SM.: 4.

Pinnularia borealis E.: 1, 13 (NS). — *P. borealis* var. *rectangulata* HUST.: 1, 4, 5, 8 (NS), 9, 10, 12, 13 (H), 17. — *P. borealis* var. *rectangulata* f. *conica* CHOLNOKY: 3, 6. — *P. gibba* E.: 5, 15. — *P. gibba* var. *parva* (E.) GRUN.: 14, 15. — *P. leptosoma* GRUN.: 1, 3. — *P. mesolepta* (E.) W. SM. f. *angusta* CL.: 4. — *P. microstauron* (E.) CL.: 4. — *P. obscura* KRASSKE: 4, 10, 15. — *P. subcapitata* GREG. var. *Hilseana* (JANISCH) O. M.: 4, 10.

Stauroneis anceps E.: 4. — *S. pygmaea* KRIEGER: 4.

Surirella delicatissima LEWIS: 4. — *S. linearis* W. SM.: 4. — *S. linearis* var. *helvetica* (BRUN) MEISTER: 4, 5. — *S. tenera* GREG.: 4.

Synedra minuscula GRUN.: 4. — *S. rumpens* KG.: 13. — *S. rumpens* var. *Meneghiniana* GRUN.: 4. — *S. rumpens* var. *scotica* GRUN.: 2 (H), 4 (ZH), 5, 7 (H), 9, 10, 15 (ZH). — *S. ulna* (NITZSCH) E.: 1, 2 (H), 3 (SH), 4, 5, 7 (ZH), 9, 10 (NS), 12, 14, 15 (NS). — *S. ulna* var. *aequalis* (KG.) HUST.: 10. — *S. ulna* var. *amphirrhynchus* (E.) GRUN.: 7. — *S. vaucheriae* KG. var. *capitellata* GRUN.: 12.

In den teilweise getrockneten, teilweise mit Formazetalkohol fixierten Materialen konnte ich ausser den schon aufgezählten neuen Formen und den unbestimmbaren vegetativen *Conjugatae* und *Oedogonia* auch einige Vertreter anderer Algengruppen beobachten, deren Aufzählung mir durch die vollkommene Unbekanntheit des Gebietes doch erwünscht erscheint. Diese sind:

Cyanophyta:

Aphanocapsa rivularis (CARM.) RABH.: 1; — *Gloeocapsa caldariorum* RABH.: 1; — *G. conglomerata* KG.: 1; — *Lyngbya Martensiana* MENEGH.: 6; — *Microcystis pulverea* (WOOD) MIGULA: 1; — *Nostoc sphaericum* VAUCH.: 1; — *Oscillatoria tenuis* AG.: 6.

Chlorococcale:

Tetraedron longispinum (PERTY) HANSG.: 3, 4.

Zitierte Literatur:

CHOLNOKY, B. J., 1952. Beiträge zur Kenntnis der Algenflora von Portugiesisch Ost-Afrika (Moçambique). I. — Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciencias Naturais. Vol. IV. 2a Série (Vol. XIX): 89.

— 1953 A. Diatomeen-Assoziationen aus dem Hennops-Rivier bei Pretoria. — Verh. d. Zool.-Bot. Ver. in Wien, Bd 9: 134.

— 1953 B. Hydrobiologische Untersuchungen in Transvaal I. Vergleichung der herbstlichen Algengemeinschaften in Rayton-Vlei und Leeufontein. — Hydrobiologia. Im Druck.

— 1954 A. Diatomeen aus Süd-Rhodesien. — Portugaliae Acta Biologica. Im Druck.

— 1954 B. Ein Beitrag zur Kenntnis der Algenflora des Mogol-Flusses in Nordost-Transvaal. — Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 101: 118.

— 1954 C. Neue und seltene Diatomeen aus Afrika. — Österr. Bot. Zeitschr. Im Druck.

ERLANDSSON, S., 1928. Diatomeen aus Afrika. — Svensk Botanisk Tidskr., Bd. 22: 448.

FRITSCH, F. E. and F. RICH, 1924. Contributions to our knowledge of the freshwater Algae of Africa. 4. Freshwater and subaërial Algae from Natal. — Transactions of the Royal Society of South Africa, Vol. XI: 297.

GEITLER, L., 1932. Der Formwechsel der pennaten Diatomeen. — Archiv f. Protistenkunde, Bd. 78.

HUSTEDT, F., 1937—39. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeen-Flora von Java, Bali und Sumatra. — Archiv f. Hydrob., Suppl. Bd. XV und XVI.

— 1950. Die Diatomeenflora norddeutscher Seen mit besonderer Berücksichtigung des holsteinischen Seengebiets. V.—VII. Seen in Mecklenburg, Lauenburg und Nordostdeutschland. — Archiv f. Hydrob., Bd. XLIII: 329.

— 1952. Neue und wenig bekannte Diatomeen. III. Phylogenetische Variationen bei den rhaphidioiden Diatomeen. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. LXV: 133.

— 1953. Diatomeen aus der Oase Gafsa in Südtunesien. Ein Beitrag zur Kenntnis der Vegetation afrikanischer Oasen. — Archiv f. Hydrob., Bd. 48: 145.

MEISTER, F., 1932. Kieselalgen aus Asien. — Gebr. Borntraeger, Berlin.

MESSIKOMMER, E., 1942. Beitrag zur Kenntnis der Algenflora und Algenvegetation des Hochgebirges um Davos. — Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz. Heft 24. Bern.

MÜLLER, O., 1905. Bacillariaceen aus dem Nyassalande und einigen benachbarten Gebieten. Dritte Folge. — ENGLERS Bot. Jahrbücher, Bd. 36: 137.

PATRICK, R., 1940. Some new Diatoms from Brazil. — Notulae Naturae, Nr. 59.
PETERSEN, J. B., 1928. The Aerial Algae of Iceland. — Botany of Iceland, Vol. 2.
RICH, F., 1937. Contributions to our knowledge of the freshwater Algae of Africa. 12. Some Diatoms from the Victoria Falls. — Transactions of the Royal Society of South Africa, Vol. XXIV: 207.
SCHMIDT, A., 1872—1944. Atlas der Diatomaceen-Kunde. — Aschersleben-Leipzig.

Botaniska Notiser 1954, Häfte 3. Lund

A new Variety of Euphrasia lapponica.

By Olof Rune and Olaf I. Rønning.
University of Uppsala. Tromsö Museum.

During an excursion to Finnmark in 1953, the present authors visited, among other places, Mount Duken on the Isle of Mageröy which is situated relatively close to the North Cape. This mountain is botanically famed for, inter alia, such remarkable species as *Arenaria humifusa* and *Braya purpurascens,* the latter having there its one and only Scandinavian locality. Nordhagen, in 1935, gave an account of the phytogeographic significance of the Mt Duken flora.

In contrast to most earlier visitors, we reached Mt Duken from the south by using the North Cape road which is under construction. In this way, we obtained a chance to study the flora of the narrow limestone belts that radiate southwards for about 10 km from the mountain.

In the limestone area approximately 3 km south of Mt Duken, a rich occurrence of a particular, albinic type of *Euphrasia lapponica* was noticed. Though very small, 1—2 cm, this plant is easily perceived by its pale-green colour, dense appearance and comparatively big, quite white flowers. It was later found in abundance in several places south of Mt Duken, its most northern locality being on the SW slope of the mountain. The North Cape road runs so close to several rich occurrences that botanists travelling along this road in the future can hardly fail to notice this peculiar plant.

As a matter of fact, this type of *Euphrasia* has been collected before in that area, viz, by Nordhagen in 1934 and by Gjaerevoll in 1952. Their collections in the Museum of the University of Bergen and in the Trondheim Museum, respectively, are the only ones traced by us in the official herbaria of Scandinavia.[1]

Earlier botanists, who generally approached Mt Duken from the north evidently failed to detect the most abundant occurrences of this

[1] Norwegian material checked by Rønning, Swedish material by Rune.

plant to the south of the mountain. In his Flora of Finnmark (1934), OVE DAHL recorded only *Euphrasia frigida* from Mt Duken. NORDHAGEN, in 1934, discovered also *E. lapponica* there (NORDHAGEN 1952). However, his find refers to the type race of the species which occurs sparsely on the dry limestone of the northern side of the mountain. It seems restricted to that part of the area, being, as far as we could see, non-existent in the southern part.

Thus, two different types of *Euphrasia lapponica,* with different areas of distribution, are to be found on Mageröy: (1) the type race occurring sparsely on the dry limestone-scree of the northern and central parts of Mt Duken, and (2) the albinic race appearing in abundance on the southern side of the mountain in stations less dry than those of the former.

The occurrence of *Euphrasia lapponica* on Mageröy constitutes the northernmost outpost of this Scandinavian endemic. The outpost has also a rather isolated position, the nearest finds being in the dolomitic areas round the inner parts of Porsangerfjord and on the Isle of Söröy (see map 1576 in HULTÉN 1950, NORDHAGEN 1952). The albinic forms of *Euphrasia lapponica* are so far heard of only in this isolated part of the distribution area of the species.

The albinic type of *Euphrasia lapponica,* dominant on Mageröy, is very uniform and differs in several respects from the type race of the species. In our opinion, there is justification for classifying it as a variety, var. *pallida* n. var.

Euphrasia lapponica TH. FR. j:r var. *pallida* n. var.

Planta condensata, 1—2.5 cm alta, tota pallide viridis. Corolla pure alba. Folia duplo-triplo longiora quam latiora, utroque margine plerumque bidentata, dentibus laminae aequilatis vel brevioribus. Semina c. 1.5 (1.2—1.8) mm longa. Floret medio Augusti. Ceterum ut forma typica.

Habitat in Mageröy, prov. Finnmarchiae Norvegiae, in solo mineralico calcario sat humido, c. 100 m s.m.

Coll. orig.: Norvegia, Finnmark, par. Nordkapp: prope Sätertind, occidentem versus, ad viam. 29/7 1953 O. RUNE et O. RØNNING. Typus in Mus. Bot. Tromsoeensi.

Var. *pallida* differs morphologically from other types of *E. lapponica* by its pale-green colour, white flowers, invariably smaller size, smaller seeds, and comparatively broader leaves which are so crowded as to give the plant a dense appearance (see Fig. 1).

In general, *Euphrasia lapponica* has the purplish-brown colour typical of the *E. salisburgensis* group. Specimens of a particularly



Fig. 1. — 1—4: *Euphrasia lapponica* var. *pallida.* — Different types of specimen from the population of the W side of Mt Sätertind, south of Mt Duken, collected 29/7 1953.

1. Pale-green specimen of about maximum size (rare), 2. D:o, normal size (frequent), 3. D:o, about minimum size (rather frequent), 4. Slightly purple-coloured specimen (rare).

5: *E. lapponica* s. str., typical dwarf specimen from the dolomite at Börselv, Porsanger, collected 14/8 1953.

Note the dense appearance of 1—3 as compared with 5, and also the less dense of the purplish specimen (4) as compared with the pale-green ones 1—3. Unit of the scale 1 cm. — Photo: S. Eriksson.

large growth may sometimes turn more or less dark grey-green. In var. *pallida* the stem, leaves, bracts, and sepals lack all trace of a purplish colour. The corollas are generally pure white, with the yellow spot of the lower lip but slightly perceptible. In some cases, more or less vague, purple lines are to be seen in the white corolla. These lines appear more distinctly on dry material. However, the more or less whitish flowers are not restricted to var. *pallida* but are sometimes manifested also in the type race of *E. lapponica,* whose flowers are

normally pale-blue. Recently, a special race with purplish-blue flowers, found in South Norway was described by NORDHAGEN (1952) as var. *purpureocoerulea.*

Apparently, var. *pallida* is an albinic type, differing also in other respects from the type race of the species.

Euphrasia lapponica varies considerably in size. Big and highly branched specimens, 10—15 cm, may be found, e.g., in the scree areas of the Junkerdalen valley in Salten, Norway. On the other hand, exposed stations in the alpine region usually harbour small unbranched specimens, about 5 cm high. In such populations the smallest individuals may even attain a size typical of var. *pallida.* In the latter, however, the *entire population* consists of individuals either falling below or equalling the minimum size of *E. lapponica* s. str., being only 1—2.5 cm high.

The dwarf specimens of *E. lapponica* s. str. generally have few flowers and leaves and the inflorescence is rather open (see Fig. 1).

In spite of the small size, var. *pallida* is rich in leaves and flowers, forming a dense inflorescence (see Fig. 1).

The leaves of *E. lapponica* s. str. have a length 3—4 times their breadth and have 3—4 pairs of acute teeth, exceeding the breadth of the leaf. In var. *pallida,* the leaves are constantly broader or 2—3 times as long as they are broad; their teeth are less acute and comparatively shorter and broader, their length being less than the breadth of the leaf. A similar difference appears in the teeth of the bracts and the sepals.

One of the essential differences between *E. lapponica* and *E. salisburgensis,* as pointed out by TH. FRIES (1921), is the bigger seeds of the former. The length of the seeds of *E. lapponica* (measured by the present authors) is approx. 2 mm (1.8—2.3) while in *E. salisburgensis* approx. 1.5 mm.

However, in var. *pallida* the seeds are clearly smaller than in *E. lapponica* s. str., or equal approximately 1.5 mm (1.2—1.8). This would imply that the variety has seeds similar in size to those of *E. salisburgensis.*

In other respects var. *pallida* differs but slightly from the type race of *E. lapponica.* Thus, the leaves, the bracts and the capsules of var. *pallida* are completely glabrous, while the stem carries a few short and depressed hairs. Except in colour, the flowers of var. *pallida* do not differ from those of the type race of *E. lapponica.* In spite of the small size of the variety, the flowers do not differ in size from those of the species (approx. 7 mm). Accordingly, var. *pallida* is rather large-

flowered. Nor do the capsules of the variety differ in shape or size from those of the species.

By the shape of the leaves and the dense appearance of the plant, var. *pallida* is partly reminiscent of *Euphrasia frigida* or, rather, the so-called hybrid between *E. frigida* and *E. lapponica*. However, the complete lack of hairs on the capsules of var. *pallida* closely relates it to *E. lapponica*.

In the population of var. *pallida*, a few specimens (totalling approx. 1—2 %) exist which are more or less purplish-brown in colour, some of them having the normal colour of the species. These specimens approach the type race of *E. lapponica* also in other respects, having narrower leaves and more open inflorescence (see Fig. 1). They cannot be regarded as mere hybrids between var. *pallida* and the type race of *E. lapponica*, the latter being totally lacking in these localities. In addition, they are quite fertile and may be conceived as an aberrant type of the variety.

At our visit to Mageröy on July 29—30, var. *pallida* had just begun to flower. The comprehensive herbarium material collected by the present authors at the time includes but a very few specimens with the capsules and ripe seeds developed. As the Spring of 1953 was unusually warm in N Scandinavia, the vegetation was much ahead of schedule. In more normal summers, the flowering of var. *pallida* is sure to take place in August. Thus, the specimens collected by GJAEREVOLL on August 18, 1952, are in full flower. All the specimens of the type race of *E. lapponica* observed by the present authors on Mt Duken and at Porsanger at the beginning of August had ceased flowering much earlier. However, the stations in question are extremely dry and warm, being situated on dry dolomite gravel. As pointed out by NORDHAGEN (1952), *E. lapponica* is a clearly xerophilous plant, whose early flowering here may partly be due to its occurrence in dry, warm, well-drained, and early snow-free stations. It generally starts to flower a little later than, e.g., *Dryas octopetala,* one of its most constant followers.

The present variety has been found in more moist and less well-drained stations than is typical of the type race of *E. lapponica*. It usually grows in the patches of bare soil of a silty composition formed in *Dryas*-heaths by frost action or wind erosion. Among the species characteristic of this vegetation the following may be mentioned: *Dryas octopetala, Carex glacialis, Thalictrum alpinum, Saxifraga aizoides, Festuca ovina, Euphrasia frigida,* and in some places, *Braya purpuras-*

cens. However, the ground is actually more moist than this list would indicate.

The fact that the flowering of *Dryas octopetala* and most of the other species mentioned above was passed when var. *pallida* had just begun suggests a later flowering of var. *pallida*, as compared with the type race of the species.

Thus, a characterization of var. *pallida* should be supplemented with the following ecologic peculiarities: (1) var. *pallida* flowers later than the type race of the species, and (2) it seems less xerophytic than the latter.

Euphrasia lapponica, usually highly purple-coloured with pale-blue flowers, has two aberrant races, distinguished as varieties: (1) var. *purpureocoerulea* NORDHAGEN with purplish-blue flowers, and (2) var. *pallida* RUNE & RØNNING which is, inter alia, albinic.

A similar variation is seen in another *Euphrasia* species in Scandinavia, i.e. *E. micrantha* RCHB. (*E. gracilis* FR.). This is represented by two races in Scandinavia: (1) *E. micrantha* s. str. with bluish-white flowers and (2) *E. micrantha* var. *primaria* (FR.) HYL. (see HYLANDER 1945) with dark purple flowers. The former occurs in the whole distribution area of the species in Dano-Fennoscandia. The latter is restricted to the western parts of Norway, Sweden, and Denmark. In some districts it is possibly the only representative of the species, while in others both races are present. In the eastern part of Sweden and in Finland var. *primaria* is non-existent.

In addition, an albinic form is also recorded in this species, i.e. f. *pallida* (HÜLPHERS) HYL., characterized by a pale-green colour and white flowers. In this case the loss of colour is not followed by morphological changes. This form is found only in one locality in the province of Halland (Halmstad, in heather growth on sand at the sea shore, leg. A. HÜLPHERS 28/8 1920).

Several other species of *Rhinanthoideae*, with normally more or less coloured leaves or bracts, present albinic forms in Fennoscandia. These are generally characterized by a loss of colour without any morphological changes. Such forms are, e.g., *Melampyrum nemorosum* f. *albidum* SVANL., *M. cristatum* f. *pallens* HARTM., *M. arvense* f. *pallens* STERN., *Odontites litoralis* f. *pallida* BLOM, *Bartsia alpina* f. *ochroleuca* BLYTT, *Pedicularis palustris* ssp. *borealis* f. *ochroleuca* (LÆST.) HYL. These albinic forms of *Rhinanthoideae* usually constitute a limited part

of a local population and have consequently been given the lowest taxonomic rank, i.e. forma.

As regards *Euphrasia lapponica* var. *pallida* a higher taxonomic rank than forma is justifiable, the albinism being combined with other characteristics, for instance, the late flowering. Although a seasonal dimorphism cannot be said to occur neither in *Euphrasia lapponica* nor in any other plant of the Arctic with its short vegetational period, var. *pallida* seems to show characters very typical of the intraspecific variation in *Rhinanthoideae,* viz. albinism and different flowering-time.

The authors are much indepted to Dr NILS HYLANDER of Uppsala, for his valuable assistance in the course of these investigations.

Uppsala and Tromsö, May 1954.

References.

DAHL, O., 1934. Floraen i Finnmark Fylke. — Nyt Mag. f. Naturv. 69.

FRIES, TH. C. E., 1921. Die skandinavischen Formen der Euphrasia salisburgensis. — Arkiv f. Bot. 17: 6.

HULTÉN, E., 1950. Atlas över växternas utbredning i Norden. — Stockholm.

HYLANDER, N., 1945. Nomenklatorische und Systematische Studien über Nordische Gefässpflanzen. — Upps. Univ. Årsskr. 1945: 7.

NORDHAGEN, R., 1935. Om Arenaria humifusa og dens betydning for utforskningen av Skandinavias eldste floraelement. — Bergens Mus. Årb. 1935, Naturv. rekke 1.

— 1952. Bidrag till Norges flora. II. Om nyere funn av Euphrasia lapponica Th. Fr. fil. i Norge. — Blyttia 10: 2.

Botaniska Notiser 1954, Häfte 3. Lund

Saussurea alpina på Falbygden.

Av Lennart Fridén.

I början av detta sekel konstaterades för första gången på Falbygden förekomsten av fjällskära, *Saussurea alpina* (L.) DC. Fyndet av denna för Sydsverige intressanta relikt gjordes i Dimbo socken öster om Gerumsberget. Det redovisas i litteraturen första gången av Westfeldt (1927) och omnämnes av Albertson (1946 s. 429). Av samtal med prof. Elias Melin hösten 1953 framgick, att han som skolyngling tillsammans med K. A. Stalin i sin hemsocken, Dimbo, stötte på en liten förekomst av *Saussurea*. Det var vid tidpunkten för eller kort efter utgivandet av Rudbergs (1902) Västgötaflora, i vilken det inte uppges någon lokal för *Saussurea alpina* i Skaraborgs län. Med ledning av prof. Melins beskrivning av lokalens läge V om kyrkbyn »vid en liten väg, som leder uppåt berget» (Gerumsberget) företog jag i december 1953 en rekognoscering. Det enda som där påminde om kärr eller fuktig äng var en sänka i en kulturbetesmark med ett *Veronica beccabunga* — *Glyceria fluitans*-källdrag. Av samtalet tycktes vidare framgå, att det av Albertson (1941) omnämnda »Lambevadskärret», som ligger S om kyrkbyn, icke skulle ha varit den åsyftade växtplatsen för fjällskäran (jmfr Albertson 1946 s. 429). På båda här nämnda platser, liksom i trakten i övrigt, har växten förgäves eftersökts under ett flertal exkursioner. *Saussurea*-förekomsten i Dimbo s:n, kanske numera spolierad, har, såvitt författaren kunnat finna, icke angivits på någon utbredningskarta.

Nära femtio år ha gått utan någon ny rapport om *Saussurea* från Falbygden. Det fanns anledning befara, att denna trakt förlorat ett intressant element i sin flora. Glädjande nog är så ej fallet. Till min överraskning har jag de senare åren funnit inalles tre förut okända *Saussurea*-lokaler, samtliga belägna i den sydöstra delen av Falbygden.

Min första upptäckt av *Saussurea* skedde i juli 1951 i Sjöängen i Slöta s:n. Det är ett botaniskt märkligt område med kalkfuktängar

och gungflyartade rikkärr, vilka senare uppvisa en rik anhopning av nordöstliga myrväxter. Bland fältskiktets arter må särskilt framhållas den 1946 återupptäckta *Saxifraga hirculus* (Albertson 1946; Fridén 1951 s. 385) och den sedan funna *Stellaria crassifolia* var. *paludosa* (Albertson 1949 s. 178). *Saussurea* växte i en liten björkdunge i fuktängsområdets utkant. Trots omsorgsfullt sökande stod fjällskäran ej att finna på mer än en enda tuva, och denna gjorde märkligt nog intryck av att vara en edafiskt ogynnsam ståndort för växten, med inslag av sådana arter som lingon och *Carex pilulifera*.

Min andra upptäckt av fjällskäran skedde på våren 1952. I en liten betesmark i västra delen av Skörstorps s:n fångades min uppmärksamhet av några tuvor, tämligen rikt beväxta med *Saussurea*-liknande blad. Mina misstankar besannades vid nästa besök den 23 juli. Tuvorna lyste blå av vaniljdoftande fjällskära. Upptäckten stimulerade till förnyade undersökningar i trakten, särskilt på Gerumsbergets nedre sluttningar, där det förekommer åtskilliga kalkkärr och kalkfuktängar med lämpliga ståndorter för fjällskära.

Mitt tredje fynd av *Saussurea* gjordes den 30 augusti 1953 i sydöstra delen av Skörstorps s:n. Där uppträdde fjällskäran i en *Schoenus*-myr, som jag besökt redan 1948 men då blott ägnat en flyktig undersökning vid ett resultatlöst försök att verifiera Rudbergs (1902) uppgift om *Pedicularis sceptrum-carolinum* i socknen. De båda lokalerna för *Saussurea alpina* i Skörstorps s:n äro belägna ungefär 3 km från varandra och bilda ett litet centrum för denna art på Sydöstfalbygden, till vilket de förut mera isolerade förekomsterna i Dimbo och Slöta socknar ansluta sig.

Den sydsvenska utbredningen av *Saussurea alpina,* dess allmänna orientering och dess isolerade läge i förhållande till artens nordliga areal i vårt land framgår av kartorna hos Erlandsson (1940) och Hultén (1950). Av de berörda landskapen, Småland och Västergötland, uppvisar det förra blott en enda lokal. Den är belägen vid Nobyån SV om Tranås och upptäcktes av A. G. Hannerz 1915. De västgötska lokalerna återfinnas i trakten av Ulricehamn, huvudsakligen i anslutning till övre Ätradalen. Båda områdena, ungefär mitt emot varandra på ömse sidor om Vättern, ligga något nedom 58:e breddgraden. Härtill kommer nu det något nordligare belägna förekomstområdet på Sydöstfalbygden. Avståndet från Sjöängen, Falbygdens sydligaste *Saussurea*-lokal, till de närmaste lokalerna i Älvsborgs län i Dalum och Möne socknar är i det närmaste tre mil.

För Ulricehamnstraktens *Saussurea*-lokaler har Westfeldt (1927)

lämnat en utförlig redogörelse, grundad såväl på mångåriga fältstudier som litteratur- och herbarieuppgifter. Enligt nyligen meddelade uppgifter (WESTFELDT 1952) anges över fyrtio lokaler för fjällskäran, fördelade på åtta eller, enligt senare muntligt meddelande, nio fyndsocknar. Det framgår av WESTFELDTS artiklar, att fjällskäran förekommer på »sidlänta, mer eller mindre översilade starrkärrängar med en förhållandevis hög kalkhalt hos den underliggande moränen» (WESTFELDT 1952 s. 74) och är »å samtliga sina förekomster funnen tillsamman med en del avgjort kalkgynnade arter» (WESTFELDT 1927). Förteckningen över sådana arter upptar bl.a. *Cirsium oleraceum, Polygala amarella, Epipactis palustris, Primula farinosa, Lathyrus palustris, Carex lepidocarpa, Schoenus ferrugineus* och *Orchis Traunsteineri*. Av dessa saknas endast *Cirsium oleraceum* på Falbygdens *Saussurea*-lokaler, om nämligen *Orchis cruenta* antages vikariera för *O. Traunsteineri*.

Saussurea-lokalen vid Tranås är beskriven av ERLANDSSON (1940). Fjällskäran växer här inom ett *Filipendula ulmaria*-dominerat, tuvigt område och alltid på något högre liggande tuvor. I en tabell redovisar han för växtsammansättningen på fyra *Saussurea*-förande tuvor. Därjämte lämnas en växtlista för lokalen i dess helhet.

Vad beträffar *Saussurea*-förekomsterna på Falbygden har författaren ägnat särskild uppmärksamhet åt de båda lokalerna i Skörstorp. Ehuru mina undersökningar icke avsett ett ingående sociologiskt studium, torde de framlagda resultaten bidra till att kasta ljus över fjällskärans miljö, dels mera allmänt i de ifrågavarande kalkkärren, dels mera lokalt på *Saussurea*-förande tuvor. För att underlätta en jämförelse med den av ERLANDSSON (1940) gjorde undersökningen har jag liksom han uppgjort en allmän artförteckning för en av lokalerna. För vegetationen på *Saussurea*-förande tuvor redovisas i tabellform, ehuru det ej är fråga om detaljanalys. Täckningsgrad och konstans ha därvid ej angivits. Dessa frågor skall dock beröras i det följande.

I. **Ängen vid Quinnevad.** Så kallar jag den västra Skörstorp-lokalen, belägen på Gerumsbergets ortocerkalklager, en avsats ungefär 220 m ö.h. *Saussurea alpina* förekommer där i en till formen rektangulär betesmark med sidorna respektive 125 och 150 m. Området, som i SV begränsas av en NV-rinnande bäck, sluttar obetydligt mot V. Ungefär halva arealen upptages av kärr och fuktäng, som i riktningen N—Ö bågformigt inramas av björklöväng. Denna, som fläckvis domineras av *Filipendula ulmaria*, hyser riklig *Trollius* och rätt ymnig *Hierochloë odorata*. I kärrvegetationen dominerar *Molinia* och *Carex*-arter, särskilt

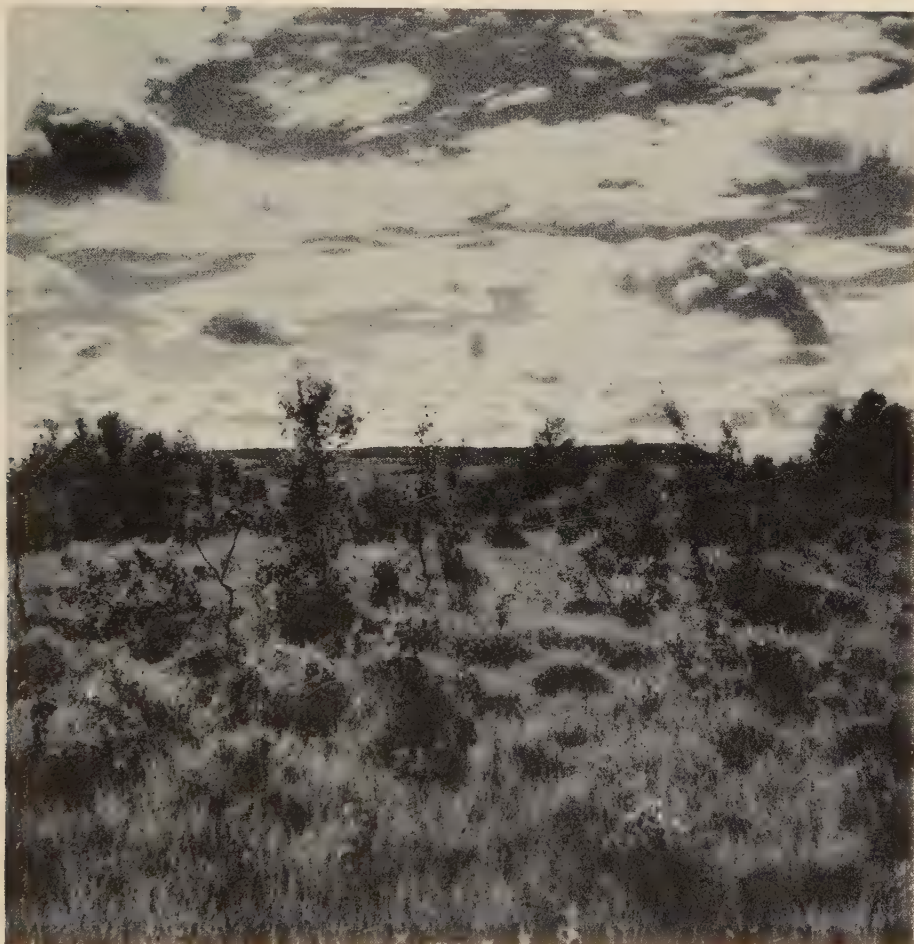


Fig. 1. Ängen vid Quinnevad, sydvästra delen, med utsikt mot Ålleberg i väster. Skörstorps s:n, Falbygden. — Foto: FRIDÉN 23.7.1952.

C. hostiana och *C. panicea*. Växtsamhällena uppvisa därjämte ett rikt inslag av *C. lepidocarpa*. Bottenskiktsdominanter äro *Drepanocladus intermedius* och *Campylium stellatum*. *Eriophorum latifolium*, tämligen rikligt förekommande, framträder i sommaraspekten som tongivande element. Ett färgrikt inslag bildar då *Orchis cruenta*, som uppträder rikligt i täta grupper inom ett begränsat område. I övergångszonen mellan kärr och björklöväng spelar *Molinia*-samhällen, ofta med riklig *Briza media*, en viktig roll. Det är i denna *Molinia* — *Briza media*-

äng som vi främst finner *Saussurea*. Fjällskäran undviker alltför hydrofila växtsamhällen och utväljer som ståndort så gott som undantagslöst de tuvor, vars vegetation illustreras av analystabellen. Det *Saussurea*-förande området mäter i riktningen NV—SÖ 50 m i längd, bredden växlar mellan 15 och 25 m. Fjällskäran träffas dessutom i en del av kärret på gruppvis förekommande ängstuvor samt sparsamt i björklövängen.

I ängen vid Quinnevad blommar fjällskäran rikt med 40—50(—70) cm höga stjälkar men uppträder dessutom som sterila bladrosetter. Den 23 juli 1952 var växten i full blom. Att denna »fortgår till in på hösten» (STERNER i LAGERBERG 1949 s. 1673) stämmer tydligen inte med sydsvenska förhållanden, ty en månad senare, den 24 augusti, var dess blomning vid Quinnevad helt avslutad och alla stjälkar buro fruktsamling. Frukterna voro dock ännu ej mogna, ty trots stark blåst rycktes ej de penselförsedda frukterna loss. Då det visade sig svårt att uppskatta fjällskärans individfrekvens, räknade jag endast de blommande stjälkarna. Deras antal uppgick året 1952 till 160, året därpå till omkring 400.

II. **Schoenus-myren vid Sörgården.** Den andra Skörstorplokalen för *Saussurea alpina* återfinnes S om kyrkan i socknens sydöstra del och ligger på Gissebergets SV-sluttning på ortocerkalk c:a 225 m ö.h. Betesmarken, i vilken fjällskäran förekommer, är betydligt större än föregående och omfattar marker av skilda slag. *Schoenus*-kärren, med tämligen grund torv på kalkmorän, begränsas i V av låga åsar av kalkrikt isälvsgrus samt vidare åt V av djup, numera dränerad torvjord.

Myrområdet omfattar två till typen skilda *Schoenus*-kärr. Det norra kärret, här betecknat som område II a, är störst, sluttar sakta åt V och präglas av en öppen *Schoenus*-dominerad yta, omgiven av björkskog. Denna är stundom, såsom i norra delen, ridåartad men bildar i S en större björkdunge, delvis lövängsartad. S om dungen finna vi det mindre *Schoenus*-kärret, här betecknat som område II b, med litet brantare sluttningar och små källrännilar.

Område II a. Den öppna myren i områdets centrum, med sparsamt förekommande videbuskar och enstaka, förkrympta björkar jämte någon tall, domineras i fältskiktet av *Schoenus ferrugineus* och *Carex hostiana*. *C. lepidocarpa* och *C. panicea* förekomma rikligt. *C. flacca* och *C. capillaris* åter mera sparsamt. Den i *Schoenus*-myren rikligt uppträdande *Molinia coerulea* blir ofta dominant i myrens kantzoner, där björk och vide på något torrare mark tilltaga i frekvens. Bland videarterna märkas särskilt *Salix aurita, S. hastata, S. nigricans* och



Fig. 2. Fjällskäran, *Saussurea alpina,* i *Briza media*-rik *Molinia*-äng med ingående *Potentilla erecta* och *Menyanthes trifoliata*; som inslag märkes *Geum rivale* (t.v.) och *Vicia cracca* (t.h.). — Ängen vid Quinnevad. — Foto: FRIDÉN 23.7.1952.

S. pentandra. Vidare har från området antecknats *Orchis cruenta* och *O. incarnata. Epipactis palustris,* som saknas i område I (Quinnevad), förekommer här i rika bestånd. Dessutom uppträda *Parnassia palustris* och *Primula farinosa* rikligt. På fuktängstuvor nära fastmark mot Ö växer *Gentianella uliginosa* tillsammans med *G. amarella* och *Euphrasia*-arter.

Norra *Schoenus*-myren (II a) är svagt sluttande och översilad, ehuru källmyrkaraktären ej är utpräglad. *Philonotis calcarea* och *Cratoneurum falcatum* ha iakttagits blott som sparsamt inslag i vegetationen. *Drepanocladus intermedius* och *Campylium stellatum* uppträda som bottenskiktsdominanter. Särskilt anmärkningsvärd är rikedomen på

levermossor. Förutom *Preissia, Pellia Fabbroniana* och *Riccardia pinguis* ha sådana intressanta arter som *Moerchia hibernica* och *Scapania Degenii* här insamlats.

Förekomsten av *Saussurea alpina* inom området är karakteristiskt nog bunden till övergångszonen mellan den öppna myren i centrum och den omgivande *Betula*-kantskogen. Rikligast företrädd är fjällskäran i det *Molinia*-dominerade ängsbältet i S inemot den förut nämnda större björkdungen. Arten växer här, liksom vid Quinnevad, främst på tuvor.

Område II b. I det mindre, mera sluttande *Schoenus*-kärret är karaktären av kalkkällmyr starkt framträdande med den kalktuffbildande *Cratoneurum commutatum* som bottenskiktsdominant. Även andra element är här rikt kalkinkrusterade, bl.a. *Drepocladus*-arter och *Philonotis calcarea*. Källmyren uppvisar dessutom vackert utbredda, av betesdjur ej söndertrampade *Ctenidium molluscum*-mattor med rikt inslag av *Preissia quadrata*. Förutom de från II a nämnda arterna av *Moerchia* och *Pellia* har *P. Neesiana* här insamlats. En *Sphagnum*-art har iakttagits, nämligen *S. Warnstorfianum*.

Bland kärlväxterna har från område II b antecknats ymnig *Molinia*, riklig *Eriophorum latifolium* samt *Salix hastata, S. Starkeana *livida* och *Orchis incarnata*. Av förut ej antecknade arter må bl.a. nämnas *Drosera anglica* i *Sphagnum*-samhället, *Peucedanum palustre* i ett *Carex rostrata*-källdrag samt *Inula salicina* i björklövängen. *Saussurea alpina* förekommer flerstädes på tuvor i myren och i närheten av björkuppslag. Detta tätnar ovanför myren mot Ö till en liten skuggrik björkdunge, omkring 40 år gammal. Torvjorden täckes av en rik förna av löv och kvistar. Vegetationen behärskas av *Filipendula ulmaria, Tussilago farfara* och fläckvis av *Rubus idaeus*. Förekomsten av fjällskära i denna björkdunge, här betecknad som område II c, får sannolikt betraktas som en kvarleva från en tid, då marken hölls mera öppen.

Förteckning över växterna på *Saussurea*-lokalen vid Quinnevad i Skörstorps s:n.

Med (+) utmärkas de arter, som ingå i kärlväxtlista och tuv-tabell hos ERLANDSSON (1940).

Betula alba (coll.)	(+)	*Salix repens*	
		— *Starkeana *livida*	
Juniperus communis			
Salix hastata		*Anemone nemorosa*	(+)
— *nigricans*		*Caltha palustris*	(+)
— *pentandra*	(+)	*Campanula rotundifolia*	

Centaurea jacea	
Cerastium holosteoides	
Cirsium acaule	
— *palustre*	(+)
Crepis praemorsa	
Equisetum arvense	
— *palustre*	(+)
Filipendula ulmaria	(+)
Galium boreale	(+)
— *palustre*	(+)
— *uliginosum*	
Gentianella amarella	
— *uliginosa*	
Geum rivale	(+)
Linum catharticum	
Maianthemum bifolium	
Menyanthes trifoliata	(+)
Myosotis palustris	
Orchis incarnata	
– *cruenta*	
Parnassia palustris	(+)
Pedicularis palustris	(+)
Pinguicula vulgaris	(+)
Polygala amarella	
Polygonum viviparum	
Potentilla erecta	(+)
— *palustris*	(+)
Primula farinosa	
Pyrola rotundifolia	(+)
Ranunculus repens	(+)
Saussurea alpina	(+)
Succisa pratensis	
Taraxacum praestans	
— *cordatum*	
— *Ekmanii*	
— *tenebricans*	
Triglochin palustre	
Trollius europaeus	
Tussilago farfara	
Vaccinium oxycoccos	
— *uliginosum*	(+)
— *vitis-idaea*	
Vicia cracca	(+)
Viola epipsila	
Agrostis gigantea	
Agrostis stolonifera	
Briza media	(+)
Carex caespitosa	
— *capillaris*	
— *dioeca*	(+)
— *flacca*	
— *fusca*	(+)
— *hostiana*	
— *lepidocarpa*	
— *montana*	
— *oederi*	
— *panicea*	(+)
— *rostrata*	
Eriophorum angustifolium	
— *latifolium*	
Festuca ovina	
— *rubra*	(+)
*Juncus alpinus *arthrophyllus*	
— *articulatus*	
Hierochloë odorata	
Luzula multiflora	(+)
Molinia coerulea	
Aulacomnium palustre	(+)
Bryum pseudotriquetrum	
Calliergon giganteum	
Calliergonella cuspidata	(+)
Campylium elodes	
— *stellatum*	
— — **protensum*	(+)
Climacium dendroides	(+)
Cratoneurum filicinum	
Ctenidium molluscum	
Drepanocladus intermedius	
Fissidens adianthoides	
Hylocomium splendens	(+)
Mnium Seligeri	
Philonotis calcarea	
Rhytiadelphus triquetrus	(+)
Thuidium Philiberti	
Tomenthypnum nitens	(+)
Moerchia hibernica	
Plagiochila asplenoides	
Preissia quadrata	
Riccardia pinguis	

Enär *Saussurea* förekommer på tuvor i skilda vegetationstyper, har förteckningen över växterna i fjällskärans miljö blivit tämligen omfattande. En del arter ha dock uteslutits, särskilt från en sumpskogsartad del av björklövängen. *Orchis incarnata* uppträder vid Quinnevad i två skilda typer, den ena rel. storvuxen med röda blommor, den andra liten och spenslig med blommor i ljus rosa. *O. cruenta* avser en lågvuxen typ med purpurfärgade blommor och på båda sidor tätt svartfläckiga blad.

Tab. 1. Analys av vegetationen på *Saussurea*-förande tuvor vid Quinnevad och Sörgården i Skörstorps s:n.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Betula alba (coll.)	—	+	+	—	—	—	+	—	+	—	—	+	—	—	+
Pinus silvestris	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Juniperus communis	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Salix hastata	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
— *nigricans*	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
— *repens*	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
— sp.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Campanula rotundifolia	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cardamine sp. (ster.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Cirsium palustre	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—
Crepis paludosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Empetrum nigrum	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Epipactis palustris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—
Equisetum palustre	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Filipendula ulmaria	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Galium boreale	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
— *palustre*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
— *uliginosum*	—	+	+	—	+	+	—	+	—	+	—	—	+	—	+
Geum rivale	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	+
Linum catharticum	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Menyanthes trifoliata	+	—	+	—	+	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—
Parnassia palustris	+	+	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Polygonum viviparum	—	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Potentilla erecta	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	—	+	+
Rubus idaeus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
— *saxatilis*	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Saussurea alpina	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Succisa pratensis	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Tussilago farfara	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Vaccinium oxycoccos	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
— *uliginosum*	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—
— *vitis-idaea*	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Veronica chamaedrys	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Vicia cracca	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Viola epipsila	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Briza media	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Carex capillaris	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
— *fusca*	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
— *hostiana*	—	—	—	+	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—
— *lepidocarpa*	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—
— *panicea*	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+
— *rostrata*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Deschampsia caespitosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Festuca rubra	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
— *ovina*	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
*Juncus alpinus *arthrophyllus*	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
— *articulatus*	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—
Luzula multiflora	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Molinia coerulea	+	+	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	—
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Brachythecium rivulare	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Bryum pseudotriquetrum	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	+	—	—	—	+
Calliergonella cuspidata	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Campylium elodes	—	—	—	+	+	—	—	+	—	+	+	—	+	—	—
— *stellatum*	—	+	+	+	+	—	+	+	—	+	+	—	—	+	+
— — **protensum*	—	+	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—	—	+	+
Climacium dendroides	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cratoneurum falcatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Ctenidium molluscum	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—
Dicranum Bonjeani	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
Drepanocladus intermedius	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—
Fissidens adianthoides	—	—	+	+	—	—	+	+	—	—	+	—	+	+	+
Hylocomium splendens	—	+	+	—	+	+	—	—	+	—	—	—	+	+	+
Mnium undulatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
— *Seligeri*	—	—	—	+	+	—	+	+	—	+	—	—	+	+	+
Rhytiadelphus triquetrus	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum juniperinum	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
— *strictum*	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Sphagnum nemoreum	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Thuidium Philiberti	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Tomenthypnum nitens	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Calypogeia Neesiana	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Cephalozia bicuspidata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
— *Loitlesbergeri*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Moerchia hibernica	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—
Pellia Fabbroniana	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Plagiochila asplenoides	—	—	+	+	+	—	+	+	—	—	+	—	—	—	+
Preissia quadrata	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Scapania Degenii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—

Analyserna nr 1—5 avse område I (Quinnevad), nr 6—13 område II a (norra *Schoenus*-myren), nr 14 område II b (södra *Schoenus*-myren) och nr 15 område II c (liten björkdunge). Provytorna äro i regel mindre än 1 m². Som exempel på tuvornas storlek med resp. längd, bredd och höjd angiven i cm kan anföras till nr 2: 60×55×30, nr 4: 50×50×25, nr 5: 40×30×15, nr 9: 120×95×50, nr 14: 50×50×15 och nr 15: 100×100×20. Nr 8 avser endast en liten tuvslänt. Tidpunkt för analyserna: nr 1: 23.7.1952, nr 2—3: 23.7.1953, nr 4—5: 18.8.1953, nr 6—12: 15.9.1953, nr 13: 2.12.1953 och nr 14—15: 23.6.1954.

I tabellen ingår ej någon analys från Sjöängen. Den *Saussurea*-förande tuvan, närmast ett *Molinia*-ängsfragment nära intill björkträdrötter uppvisar en heterogen artsammansättning av kärr-relikter jämte xerofila och acidifila element. Den 23.6.1954 antecknades följ. arter på en 60×60 cm stor yta: *Rhamnus frangula, Equisetum fluviatile, E. palustre, Filipendula ulmaria, Potentilla erecta, Rubus saxatilis, Saussurea, Tussilago, Vaccinium vitis-idaea, Carex fusca, C. pilulifera, Festuca ovina, Molinia, Aulacomnium palustre, Cli-*

macium dendroides, Dicranum scoparium, Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi och *Rhytiadelphus triquetrus.*

Den 22.7.1954 gavs mig tillfälle till ett kort besök i den av WESTFELDT (1939) beskrivna *Saussurea*-lokalen vid Önnarp i Hössna s:n. På en 50×50 cm stor yta, en föga markerad tuva, antecknades följ. arter: *Angelica silvestris, Betula* (ungpl.), *Equisetum palustre, Filipendula ulmaria, Galium uliginosum, Geum rivale, Juncus filiformis, Menyanthes, Polygonum viviparum, Potentilla erecta, Saussurea, Scirpus silvaticus, Carex fusca, Aulacomnium palustre, Climacium dendroides, Hylocomium splendens, Rhytiadelphus triquetrus, Tomenthypnum nitens* och *Thuidium Philiberti.* I närheten *Cirsium oleraceum.* Blad av steril *Saussurea* förekom här i *Tomenthypnum nitens — Sphagnum Warnstorfianum*-samhällen.

Levermossan *Moerchia hibernica* publicerades som ny för Västergötland av ALBERTSON (1942), som anser arten vara »starkt förbisedd i våra kalktrakter» (jmfr ALBERTSON 1949 s. 187). På Falbygden ha sedan flera fynd gjorts. Ö om Falbygden har arten av mig insamlats i Velinge s:n vid Hökensås.

Fyndet av den som sällsynt betraktade levermossan *Scapania Degenii* synes bekräfta ALBERTSONS (1946 s. 426) påstående, att arten ej är så sällsynt på Falbygden. Beträffande artens utbredning i stort kan hänvisas till ALBERTSON (1942) och av honom anförd litteratur. Härtill bör läggas ARNELL (1950), som påvisat arten i material från Nordamerika.

De av mig i tabellen redovisade analyserna ha, som förut antytts, icke avsett fullständig »rutanalys». Några kompletterande anmärkningar må här tillfogas. *Saussurea* (fertil utom i analys nr 15) ingår i samtliga analyser. *Potentilla erecta* uppnår därnäst den högsta konstansen. *Molinia, Briza* och *Vicia cracca* äro underrepresenterade i de analyser, som medtagits. Vad bottenskiktet beträffar nå *Campylium*-arterna hög konstansprocent och *Hylocomium splendens* är vanlig på de högre tuvorna. Som jämförelse meddelas här de arter, som ERLANDSON (1940) konstaterat på samtliga av honom analyserade tuvor (4 st.): *Filipendula ulmaria, Galium palustre, Potentilla erecta, Vaccinium uliginosum* och *Vicia cracca* samt *Climacium dendroides* och *Hylocomium splendens.* Den förstnämnda, älgörten, som vid Nobyån uppträder starkt dominerande, intar lyckligtvis en tämligen blygsam plats i de *Saussurea*-förande ängarna på Falbygden och är ofta steril på fjällskäretuvorna. Dessa lämnas orörda av betesdjuren, något som jag särskilt iakttagit vid Quinnevad.

Ett par odlingshistoriska detaljer må här anföras. Ängen vid Quinnevad, tillhörande ett f.d. soldattorp, har hävdats som slåtteräng till omkring 1910, före vilken tidpunkt den ej var särskilt hägnad gentemot torpets eller granngårdarnas åker. Betningen efter 1910 av den dittills kala ängen har varit mild och området har i sällsynt hög grad förskonats från kulturradikala åtgärder. Namnet Quinnevad betecknar en plats vid sockengränsen mellan Skörstorp och Slöta. Det anger, att en gammal trafikled här nått den från Gerumsberget kommande, tidvis översvämmande bäcken. *Saussurea*-ängen torde ha berörts av dessa översvämningar i sin sydvästra del, där fjällskäran saknas. Bäckfåran har på senare tid avsevärt fördjupats. Område II vid Sörgården ingick före laga skiftet (jmfr karta hos LINDGREN 1939 s. 126) i en vidsträckt, särskilt hägnad äng.

Som väntat uppträder *Saussurea* på Falbygden i näringsrik, kalkbetonad miljö. Sådana kalkindikatorer i fältskiktet som *Schoenus ferrugineus, Carex capillaris* och *C. lepidocarpa* vittna om växtsamhällenas karaktär av vad Du Rietz (1949 s. 292 ff.) kallar extremrikkärr. Ytterligare belägg härför ge sådana bottenskiktselement som *Cratoneurum commutatum, Philonotis calcarea* och *Moerchia hibernica*. Detta motsäges ej av de på åtskilliga tuvor förekommande inslagen av acidifila element, t.ex. *Polytrichum* och *Vaccinium vitis-idaea*. Företeelsen är icke så alldeles ovanlig på tuvor, som växa i höjden i skyddat läge och röna påverkan av björklövsförna. Fjällskäran torde med sina rötter nå ned till kalkrikare jordlager eller träffas av kapillärt uppstigande, kalkhaltigt vatten. I ett fall, då tuv-analysen antagit alltför heterogen karaktär, har jag gjort en uppdelning. Det gäller den höga *Sphagnum nemoreum*-tuvan i II a. De båda analyserna redovisas i tabellen, den från tuvans övre delar som nr 9, den från ett lägre parti som nr 10.

Att *Saussurea alpina* uppträder på Falbygden är ej alldeles överraskande med tanke på att traktens kalkflora har ett rikt inslag av mer eller mindre nordliga (och nordöstliga) arter. Som exempel må särskilt nämnas *Selaginella selaginoides, Poa alpina, Saxifraga hirculus* och *Stellaria crassifolia* v. *paludosa*. Frågan huruvida *Saussurea* tidigare haft större utbredning på Falbygden är svår att besvara. Den inskränkta arealen kan vara spridningshistoriskt betingad. Lokalerna ligga, liksom Ätradalens, ovan den högsta marina gränsen. Förf. frågar sig. varför Östfalbygden har så få *Saussurea*-förekomster, medan Ätradalens äro så talrika. Om fjällskäran tidigare haft högre frekvens på Sydöstfalbygden, vad är då orsaken till att den minskats? Det är ej blott på Falbygden sådana frågor anmäla sig. Kotilainen (1951 s. 144 ff.; karta s. 162), som ingående diskuterar *Saussurea*-problemen i Nordfinland, framhåller, att artens förekomst även där ställer problem och att den håller sig till de kvartärgeologiskt äldsta områdena. Vi får också veta, att fjällskäran är »anspråkslös» längst i N men utpräglat eutrof redan S om den stora vattendelaren.

Att *Saussurea alpina* ej tidigare anträffats i Skörstorp beror väl främst på en bristfällig undersökning av socknen. Som fjällskäran på de båda lokalerna uppträder i hög frekvens, har en inblick i artens livsvillkor och miljö möjliggjorts. Om hemortsrätt för *Saussurea* på Falbygden kan man nu draga säkrare slutsatser än vad de sparsamma och sporadiska förekomsterna i Dimbo och Slöta socknar tillåtit. Ur såväl vetenskaplig som naturskyddande synpunkt är det angeläget, att fjällskärans existens på de skildrade lokalerna ej äventyras. Den nu-

varande hävden gynnar uppslag av träd och buskar i starrkärren och deras närmaste omgivning, platser som betesdjuren undvika. Den pågående igenväxningen, påskyndad av dikning (hitintills i mindre omfattning), ger dock ännu rum åt ett rikt blomsterflor på fria kärrytor och ängar med spridda lövträd och buskar. Vi bevittna en tilltalande fas i den utveckling mot slutenhet, som försiggår. Att i tid förhindra fullständig igenväxning och framför allt att avvärja kulturbeteshot på de platser, där fjällskäran ännu dröjer kvar, blir en uppgift för naturskyddet.

Nomenklaturen i denna uppsats följer för kärlväxterna HYLANDER 1941 (und.: *Juncus alpinus* **arthrophyllus* sens. HYL. 1953), för bladmossorna JENSEN 1939 och för levermossorna WEIMARCK 1937.

Uppsatsen har möjliggjorts tack vare god hjälp från flera håll. För de forskningstillfällen, som beretts mig på Växtbiologiska Institutionen i Uppsala, tackar jag hjärtligt prof. G. E. DU RIETZ. Dessutom ber jag få framföra ett varmt tack till prof. E. MELIN för värdefulla upplysningar om det första fyndet av *Saussurea* på Falbygden och till docent N. ALBERTSON, överläkare S. ARNELL, fil. drr. C. BLOM och G. HAGLUND samt docent H. SJÖRS för värdefull hjälp med bestämningar.

Litteratur.

ALBERTSON, N. 1941: Bidrag till Falbygdens moss- och lavflora. — Sv. Bot. Tidskr. 35. Uppsala.

— 1942: Selaginella selaginoides (L.) Link. i södra och mellersta Sverige. — Sv. Bot. Tidskr. 36. Uppsala.

— 1946: Saxifraga Hirculus L. vid Lövberga på Falbygden. — Bot. Notiser. Lund.

— 1949: Calliergon sarmentosum och Meesia triquetra i södra Sverige. Några ord om Mellomsjömyren i Dala. — Sv. Bot. Tidskr. 43. Uppsala.

ARNELL, S. 1950: Scapania Degenii and S. Simmonsii found on the North American Continent. — The Bryologist 53.

DU RIETZ, G. E. 1949: Huvudenheter och huvudgränser i svensk myrvegetation. — Sv. Bot. Tidskr., 43. Uppsala.

ERLANDSSON, S. 1940: Saussurea alpina (L.) DC. funnen i Småland. — Bot. Notiser. Lund.

FRIDÉN, L. 1951: Falbygden och dess platåberg — botaniska strövtåg i hembygden. — Swanberg, P. O. och Curry-Lindahl, K., Natur i Västergötland. Göteborg.

HULTÉN, E. 1950: Atlas över växternas utbredning i Norden. Fanerogamer, ormbunksväxter. Stockholm.

HYLANDER, N. 1941: Kärlväxter. — Förteckning över Skandinaviens växter I utgiven av Lunds Botaniska Förening, uppl. 3. Lund.

— 1953: Nordisk kärlväxtflora I. — Stockholm.

JENSEN, C. 1939: Skandinaviens bladmossflora. — København.

KOTILAINEN, M. J. 1951: Über die Verbreitung der meso-eutrophen Moorpflanzen in Nordfinnland. — Ann. Acad. Scient. Fenn., A IV: 17. Helsinki.

LINDGREN, G. 1939: Falbygden och dess närmaste omgivning vid 1600-talets mitt. — Geographica nr 6. Uppsala.

RUDBERG, A. 1902: Förteckning öfver Västergötlands fanerogamer och kärlkryptogamer. — Mariestad.

STERNER, R. 1947: Compositae. — LAGERBERG, T., Vilda växter i Norden. Stockholm.

WEIMARCK, H. 1937: Mossor. — Förteckning över Skandinaviens växter, utgiven av Lunds Botaniska Förening. Lund.

WESTFELDT, G. A. 1927: Saussurea alpina (L.) DC. i Västergötland. — Sv. Bot. Tidskr., 21. Uppsala.

— 1939: Cirsium oleraceum (L) Scop. i södra Västergötland. — Acta Hort. Bot. Gothenburgensis. Vol. XIII. Göteborg.

— 1952: Glaciala relikter i Sjuhäradsbygden. — Ur »Från Borås och de sju häraderna». Borås.

Summary.

The species population of *Saussurea alpina* in southern Sweden (HULTÉN 1950) — probably of a relict nature and an immigrant from the south — occurs in Småland (in only one locality; ERLANDSSON 1940) and Västergötland, where the species has many localities in Ätradalen near Ulricehamn (WESTFELDT 1927). It is noteworthy that its distribution is mainly outside Falbygden, the calcareous Cambro-Silurian region in central Västergötland, where the flora includes several so-called northern species, e.g., *Poa alpina, Saxifraga hirculus, Selaginella, Stellaria crassifolia* v. *paludosa.* Only in recent years has the author succeeded in finding *Saussurea alpina* in south-eastern Falbygden, where the species was noted once before, 50 years ago, by Prof. ELIAS MELIN but since then it has not been observed (ALBERTSON 1946, p. 429).

The first of the three finds accounted for here was made in Slöta parish close to »Sjöängen», the fen with a rich growth of *Saxifraga hirculus* described by ALBERTSON (1946). The two localities in Skörstorp parish have been studied in greater detail by the author. As is seen from the list of species (p. 310) the locality at Quinnevad is composed of calcareous fens and moist meadows, where *Saussurea* occurs in *Molinia — Briza media* meadow in the transitional zone between fen and surrounding birch wood. The habitats consist as a rule of ± large hummocks, whose composition of the vegetation is illustrated by the table (p. 312). *Saussurea* is present in all the analyses. If these latter are supplemented with general observations it is clearly evident that *Potentilla erecta, Briza media, Molinia coerulea, Vicia cracca, Campylium* species and, on a certain type of hummocks, *Hylocomium splendens* (cf. ERLANDSSON 1940) attain a high constancy.

The find of the rare liverwort *Scapania Degenii* lends support to the assumption that the species has a centre in Falbygden (ALBERTSON 1942; ARNELL 1950, p. 299).

A Physiological Classification of »Shoot Auxins» and »Root Auxins» II.

By Berit A. M. Hansen.

Botanical Laboratory, Lund.
(Received July 21, 1954.)

Introduction.

In order to make the set of growth-active compounds in the first paper of this series (9) more complete the following compounds have been investigated:

1-naphthaleneacetic acid = 15
2-naphthaleneacetic acid = 40
1-naphthoxyacetic acid = 41
4-chloro-1-naphthoxyacetic acid = 43
2,4-dichloro-1-naphthoxyacetic acid = 44
2-naphthoxyacetic acid = 42
α-1-naphthoxypropionic acid = 45
α-(2,4-dichloro-1-naphthoxy)propionic acid = 46
α-2-naphthoxypropionic acid = 47
α-1-naphthoxyisobutyric acid = 48
α-2-naphthoxyisobutyric acid = 49

The numbers after the compounds refer to the curves of activity in figures 1—4.

Table 1 shows a survey of the structure of these compounds and is a complement to table 2 in the first paper. Plant materials and methods have been exactly the same as those reported there.

Results.

Even the naphthalene compounds affect the growth of wheat roots in four different ways. They influence cell elongation, geotropism, cell

Table 1. ***Structure of the compounds used.*** **Compounds marked with * have also been used with chlorinated rings. The asymmetric compounds are racemic.**

Acid chains	Ring systems ± oxygen bridge			
	1-naphthalene	2-naphthalene	1-naphthoxy	2-naphthoxy
acetic acid	+	+	+*	+
α-propionic acid			+*	+
α-isobutyric acid			+	+

multiplication and are toxic in high concentrations. The controls behave in all details as has been described in part I of this series. Therefore the morphological chapter of the results in part I will not be repeated.

Cell Elongation.

A survey of the elongation activity of the compounds is given in table 2. Only the literature which has been available to the author is reported. As is seen, the naphthalene compounds which act as auxins in this investigation, i.e., they inhibit cell elongation of roots, are with two exceptions (1, 30) regarded as auxins in the literature. They can be divided here into two groups (Fig. 1). To the first group belongs 1-naphthaleneacetic acid and the data for this compound are taken from part I. The second group consists of three acids, 2-naphthalene-acetic acid, 2-naphthoxyacetic acid, and α-2-naphthoxypropionic acid, which all have the same inhibiting effect on epidermal cell elongation of wheat roots. A $3 \cdot 10^{-8}$ M solution of 1-naphthaleneacetic acid inhibits cell elongation about 50 per cent, whereas a 10^{-5} M solution of one of the other three acids is required to cause the same inhibition.

The references in the literature to the antiauxins (root auxins) are very divergent. The only conclusion which can be drawn is that in most cases the isobutyric acids are inactive in shoots (8, 16, 19, 26). Two exceptions have been found (8, 36). In roots α-1-naphthoxyisobutyric acid is reported as an antiauxin while α-2-naphthoxyisobutyric acid is classified as an auxin and an antiauxin at the same time (35, 36). The 1-naphthoxyacetic and α-1-naphthoxypropionic acids are reported as auxins (8, 16, 24, 26), as antiauxins (34, 35, 36), and as inactive compounds (8, 14, 23). There are no references in the literature to 4-chloro-1-naphthoxyacetic acid and α-(2,4-dichloro-1-naphthoxy)propionic acid, while 2,4-dichloro-1-naphthoxyacetic acid has been mentioned once (20), exhibiting very weak auxin activity. In the present study all these seven acids act as antiauxins (root auxins) (Figs. 1, 2). The

Table 2. ***Survey of the elongation activity of the compounds, found in the literature and in the present study.*** **The references have been classified according to the different tests. Tests which do not directly include cell elongation are collected in the last column. Auxins (shoot auxins) have been marked off in italic type (*00*), antiauxins (root auxins) in bold-faced type (00), and inactive compounds in common type (00). Symbol: * = very weak activity.**

Compounds	Types of tests					
	Avena curvature	Avena cylinder	Pea curvature	Root growth	Root cell elongation	Other growth tests
15. 1-naphthaleneacetic acid	*1, 2, 21, 29*	*21, 22, 28, 29, 36*	*11?, 17, 21, 22, 24, 25, 28, 29*	*4, 14, 33, 34, 35*	*5, 6, 7, 9, 26*; fig. *1*	*10, 12, 13, 24, 30, 31, 32*
40. 2-naphthaleneacetic acid		*36*	*11?*		*1*	*10, 13*, 30, *32*
41. 1-naphthoxyacetic acid	*16, 26*,	8, *16, 26*, **36**	*8, 16, 24**	14, 23, **35**	**2**	*8, 10, 15, 16, 24, 26, 30**
43. 4-chloro-1-naphthoxyacetic acid					**2**	
44. 2,4-dichloro-1-naphthoxyacetic acid			*20**		**2**	
42. 2-naphthoxyacetic acid	1,*8,16,19,26*	*8, 16, 19, 26, 36*	*8, 16, 17, 24*	*14, 23, 35*	*1*	*3, 8, 10, 13, 15, 16, 19, 24, 26, 27, 30*
45. α-1-naphthoxypropionic acid	8, *16, 26*	8, *16, 26*	*8, 16, 24**	**34, 35**	**2**	*8, 15, 16, 24, 26*
46. α-(2,4-dichloro-1-naphthoxy)propionic acid					**2**	
47. α-2-naphthoxypropionic acid	*8, 16, 19, 26*	*8, 16, 18, 19, 26*	*8, 16, 18, 19*	*34, 35*	*1*	*8, 15, 16, 19, 27, 30*
48. α-1-naphthoxyisobutyric acid	8, 16, 26	8, 16, 26	*8*, 16	**35**	**1**	8, 15, 16, 26
49. α-2-naphthoxyisobutyric acid	8, 16, 19, 26	8, 16, 19, 26, **36**	*8*, 16	*35, 36*	**1**	8, 15, 16, 19, 26, 27

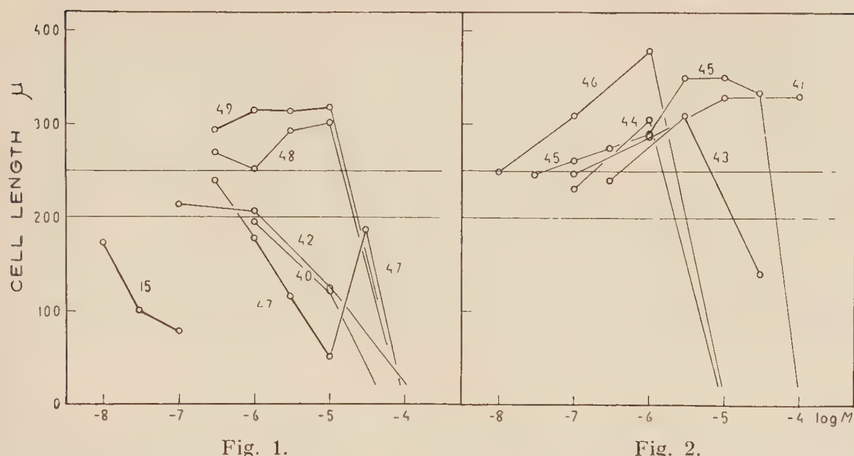


Fig. 1. Fig. 2.

Figs. 1—2. *Root cell elongation activity* in μ. Cell elongation of control roots varies between 194 μ and 251 μ and is marked with horizontal lines. Compounds which inhibit normal elongation have been defined as auxins (shoot auxins), and those which increase cell elongation to more than 251 μ are antiauxins (root auxins). The values for 1-naphthaleneacetic acid have been taken from part I of this publication series.

Fig. 1. 15. 1-naphthaleneacetic acid
40. 2-naphthaleneacetic acid
42. 2-naphthoxyacetic acid
47. α-2-naphthoxypropionic acid
48. α-1-naphthoxyisobutyric acid
49. α-2-naphthoxyisobutyric acid

Fig. 2. 41. 1-naphthoxyacetic acid
43. 4-chloro-1-naphthoxyacetic acid
44. 2,4-dichloro-1-naphthoxyacetic acid
45. α-1-naphthoxypropionic acid
46. α-(2,4-dichloro-1-naphthoxy)propionic acid

maximal values for the different compounds are 302 μ to 379 μ, i.e., 132—163 per cent (control = 100 per cent). The 2,4-dichlorinated naphthoxypropionic acid is the most active one and has about the same activity as α-3-indoleisobutyric acid (Part I, Fig. 9).

The above results show the same gradation of activity as has been reported by VELDSTRA (24): 1-naphtaleneacetic acid is more active than 2-naphthaleneacetic acid; 1-naphthoxyacetic acid is less active than 2-naphthoxyacetic acid. Active means active as an auxin. In the present study 1-naphthoxyacetic acid has no auxin activity at all, i.e., it acts as an antiauxin.

ÅBERG (36) has given an interesting survey of the effects of naphthalene compounds in shoots and roots. The results of the present study agree with his except in one case. He reports α-2-naphthoxyisobutyric acid as having both auxin and antiauxin qualities, as it represses total growth of both roots and shoots of flax. In the present investigation this acid clearly stimulates the growth of wheat roots and is thus only an antiauxin and not an auxin as in ÅBERG's root tests. When cell elongation (Fig. 1) and cell multiplication (Fig. 3), which together constitute total root growth, are studied the acid stimulates both these processes. The acid will be further discussed later.

Geotropism.

In regard to geotropism increases in positive geotropic response of the roots have been caused by some compounds, whereas »ageotropism» has not been observed. Increased positive geotropism is described and discussed in the first part of this study and has been obtained here in treatments with α-1- and α-2-naphthoxyisobutyric acid. *Thus all isobutyric acids employed in part I or II stimulate cell elongation and positive geotropic response of roots* in non-toxic concentrations. The same phenomenon has also been observed in roots treated with α-1-naphthoxypropionic acid and α-(2,4-dichloro-1-naphthoxy)propionic acid, whereas treatments with the acetic acids have not resulted in any alterations of the geotropism.

Cell Multiplication.

Compounds which inhibit cell elongation also inhibit cell multiplication (Fig. 3). Thus the two (shoot) auxin groups are cell-multiplication inhibitors in roots. The antiauxins (root auxins) do not change the normal cell multiplication or they increase it (Figs. 3, 4). This is the same as has been observed in part I and supports the conclusions made there.

Toxicity.

In high concentrations all the compounds disturb the normal morphology of the plants and, furthermore, they inhibit the rate of cell multiplication (Figs. 3, 4). The astonishing shape of the curve showing cell length of plants, grown in α-2-naphthoxypropionic acid (Fig. 1, Curve 47) is correlated with toxicity. When morphological signs of toxicity occur the cell length increases again. Single roots can attain the same cell length as the control roots, but the meristematic

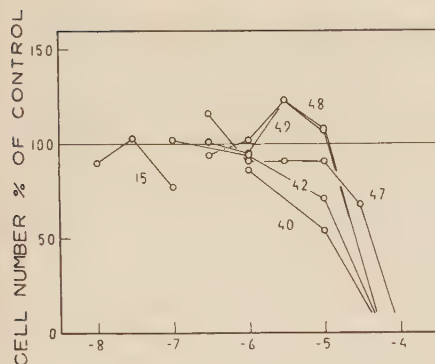


Fig. 3.

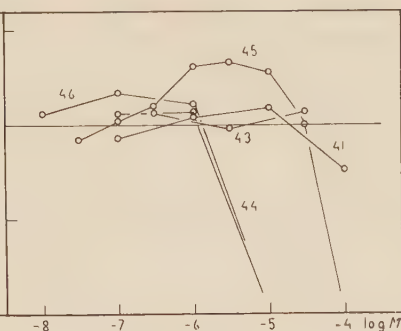


Fig. 4.

Figs. 3—4. *Root cell multiplication activity,* in per cent of the controls (control= 100 per cent). The auxins (shoot auxins) decrease cell multiplication of roots, while the antiauxins (root auxins) do not decrease but even can increase cell multiplication in non-toxic concentrations.

Fig. 3. The same acids as in fig. 1.

Fig. 4. The same acids as in fig. 2.

processes are deranged. The cells are brown coloured and slender and very easy to distinguish from the control cells. The cell multiplication is inhibited (Fig. 3, Curve 47). ÅBERG (36) has reported a similar phenomenon when using high concentrations of 1-naphthoxyacetic acid and α-2-naphthoxyisobutyric acid in the Avena cylinder test. Both of them inhibit shoot growth in low concentrations and are therefore called antiauxins by him (this is quite in agreement with the present study). In 10^{-4} M and 10^{-3} M solutions this inhibition is followed by another kind of activity of the same compounds so that total shoot growth increases again. He explains this restoring effect as »residual auxin activity» of the compounds. In the present results this disappearing inhibition of cell length cannot be a growth effect which appears only in absence of toxicity, as it is observed together with morphological signs of toxicity. Further studies of the effects of these acids upon the different processes of flax growth are desirable.

Discussion.

Exceptions to the growth theories, discussed in part I, exist in the foregoing results, even if these theories are restricted to auxin activity in shoots.

According to the two-point attachment theory the 2,4-dichlorinated naphthoxyacetic and propionic acids can be substances which sterically block auxins, but the theory does not explain the ability of the unsubstituted 1-naphthoxyacetic and propionic acid to stimulate cell elongation of roots. Following the theory, they should be inhibitors as both their attachment points are free.

For the same reasons these three acids are exceptions to the three-point attachment theory, as they all have a hydrogen atom attached to the α-carbon of the acid chain.

Neither does any of the other growth theories satisfactorily explain the activity of all compounds employed here. No further theory can be proposed at this stage.

Nevertheless the results obtained with the naphthoxy compounds agree well with those in part I and support the conclusions made there. Applying the same terminology to morphologically similar processes we will have two types of auxins: (i) *shoot auxins, stimulating elongation and multiplication of shoot cells, according to the literature, and, as in this and other investigations, inhibiting the same processes in root cells,* (ii) *root auxins, stimulating elongation and multiplication of root cells.* The reports in the literature of the effects of root auxins among the naphthalene compounds on shoots are not in agreement with each other. *The root auxins, except the 1-naphthoxyacetic acids employed, are furthermore able to increase the positive geotropism of roots.*

Summary.

This paper is a complement to »A Physiological Classification of »Shoot Auxins» and »Root Auxins» I». The effects of 10 additional naphthalene compounds have been investigated and described. They are of the same kind as in part I and can be referred to the same growth processes. The compounds are classified according to these effects as shoot and root auxins.

References.

1. Avery, G. S., Berger, J., Shalucha, B. — Bot. Gaz. 104,281. 1942.
2. — Burkholder, P. R., Creighton, H. B. — Amer. Jour. Bot. 24,226. 1937.
3. Bausor, S. C. — Amer. Jour. Bot. 26,415. 1939.
4. Bonner, J., Koepfli, J. B. — Amer. Jour. Bot. 26,557. 1939.
5. Bosemark, N. O. — Physiol. Plant. 7,497. 1954.
6. Burström, H. — Physiol. Plant. 4,641. 1951.
7. — — Physiol. Plant. 5,391. 1952.
8. Fawcett, C. H., Osborne D. J., Wain, R. L., Walker, R. D. — Ann. Appl. Biol. 40,232. 1953.

9. HANSEN, B. A. M. — Bot. Not. 1954, 230.
10. HITCHCOCK, A. E., ZIMMERMANN, P. W. — Contrib. Boyce Thompson Inst. 17,35. 1952.
11. KOEPFLI, J. B., THIMANN, K. V., WENT, F. W. — Jour. Biol. Chem. 122,763. 1938.
12. LINSER, H. — Pflanzenschutz-Ber. 1949, 131.
13. NORMAN, A. G., WEINTRAUB, R. L. — Nat. Research Council Nat. Acad. Sci. (U.S.) Chem. Biol. Coordination Center, Pub. I Sympos. 46. 1951.
14. NUTMAN, P. S., THORNTON H. G., QUASTEL, J. H. — Nature 155,498. 1945.
15. OSBORNE, D. J., WAIN, R. L. — Proc. IInd Int. Congr. Crop Protection. London 333,1949.
16. — — — Science 114,92. 1951.
17. VAN OVERBEEK, J., BLONDEAU, R., HORNE, V. — Plant Physiol. 26,687. 1951.
18. SMITH, M. S., WAIN, R. L., WIGHTMAN, F. — Ann. Appl. Biol. 39,295. 1952.
19. — — — Proc. Roy. Soc. London B. 139,118. 1951—1952.
20. THIMANN, K. V. — Plant Physiol. 27,392. 1952.
21. — BONNER, J. — Physiol. Rev. 18,524. 1938.
22. — SCHNEIDER, C. L. — Amer. Jour. Bot. 26,328. 1938.
23. THOMPSON, H. E., SWANSON, C. P., NORMAN, A. G. — Bot. Gaz. 107,476. 1946.
24. VELDSTRA, H. — Enzymologia 11,97 and 137. 1944.
25. — — Biochim. et Biophys. Acta 3,278. 1949.
26. WAIN, R. L. — Jour. Sci. Food Agric. 2,101. 1951.
27. — — Lectures, Monographs and Reports No. 2. 1953.
28. WENT, F. W. — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam 42, 581. 1939.
29. — — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam 42,731. 1939.
30. ZIMMERMANN, P. W. — Torreya 43,98. 1943.
31. — HITCHCOCK, A. E. — Contrib. Boyce Thompson Inst. 8,337. 1937.
32. — WILCOXON, F. — Contrib. Boyce Thompson Inst. 7,209. 1935.
33. ÅBERG, B. — Physiol. Plant. 3,447. 1950.
34. — — Arkiv Kemi 3,549. 1951.
35. — — Ann. Agr. Coll. Sweden 20,241. 1954.
36. — KHALIL, A. — Ann. Agr. Coll. Sweden 20,81. 1954.

Botaniska Notiser 1954, Häfte 3. Lund

Endosperm Formation in Salix.

By Artur Håkansson.

Institute of Genetics, Lund.

The mature seeds of *Salix* and of *Populus* do not contain any endosperm, the interior of the seed is filled of the embryo. As in most cases of »endosperm-less seeds», some endosperm is formed though it is later absorbed by the embryo; only in *Orchidaceae* and *Podostemonaceae* the division of the primary endosperm nucleus fails. Statements on endosperm development have been made by Chamberlain (1897) who investigated some *Salix* species from US. He found that the initial endosperm development precedes embryo development, a four-celled embryo being accompanied of eight or ten endosperm nuclei, soon, however, the embryo cells outnumber the endosperm nuclei. The few endosperm nuclei formed are never separated through cell walls. Nagaraj (1952) has recently investigated two *Populus* species, *P. deltoides* and *P. tremuloides*. Endosperm development always precedes embryo development, the large vacuole here becomes filled of endosperm and walls are formed between the nuclei. Later this endosperm is consumed by the embryo. Nagaraj corrects the statements of Graf (1921) of bisporic embryosac and aporogamy in *Populus*: the embryosac develops after the Normal type and the pollen tube uses the micropyle. Also the early description of the embryology of *Salix* contained obscure points. It has later been shown that the embryosac develops after the Normal type (Håkansson 1929, Maheshwari and Roy 1951).

Investigation of certain *Salix* hybrids indicated a stronger development of the *Salix* endosperm than previously had been described. I have now studied endosperm formation in *S. caprea* (diploid) and *S. cinerea* (tetraploid), using capsules from isolated and artificially pollinated catkins. The investigation also includes *S. neocinerea* (tetraploid) produced by Prof. Nilsson through crossing *S. caprea* and *S. viminalis*,

and a shrub with the number 4805, which was a highly complex hybrid, the result of crossing twelve different species and subspecies. The investigation material of *neocinerea* and the 12-hybrid was from open-pollinated catkins.

This new investigation confirms that in *Salix* endosperm development immediately after fertilization somewhat precedes embryo growth though soon cell divisions in the embryo occur more frequently, while endosperm development slows down. It does not stop, however, though the central vacuole never is filled. Cell formation occurs in a certain degree, but only in the micropylar and chalazal directed parts of the endosperm. Thus the endosperm is more developed than the description of CHAMBERLAIN indicated, though it is no doubt more weak than in *Populus*. Seed development is rather rapid in *Salix*. During the first week after pollination it is comparatively slow but during the second week the considerable embryo growth sets in, which becomes still more rapid in the third week. The rapid growth of the embryo during the second week is connected with the expanding of the leaves, which must by and by result in an increasing nutrient supply to the young capsules.

12-hybrid. — The species and subspecies used by NILSSON in producing this hybrid are *S. viminalis, caprea, nigricans, phylicifolia, purpurea, daphnoides, repens, aurita, aegyptiaca, silesiaca, grandifolia, gracistylis.* The investigated shrub had a very vigorous seed development.

Stages showing the earliest endosperm development were here abundant. A certain differentiation of the young endosperm begins early. When the endosperm contains four nuclei one of them has moved into the narrow pocket of the embryosac which has contact with chalaza cells; this nucleus divides two times (Fig. 2). Perhaps here is the gate through which nutrients stream to the embryosac during the early part of seed development. The cytoplasm is more dense here. The endosperm at the embryo end of the embryosac may take a course of its own, showing independent development. This is clear from Fig. 1. Here all nuclei in this part are dividing while the nuclei in other parts of the endosperm are at rest. A loose tissue of vacuolate endosperm cells is always formed here surrounding the embryo (Fig. 3 and 4). In ovules where the eggcell had broken through the epidermis the embryo was outside the endosperm (compare p. 330). The nuclei from the middle part of the endosperm multiply more or less; their number remains, however, modest in the 12-hybrid. Cells are never formed here.

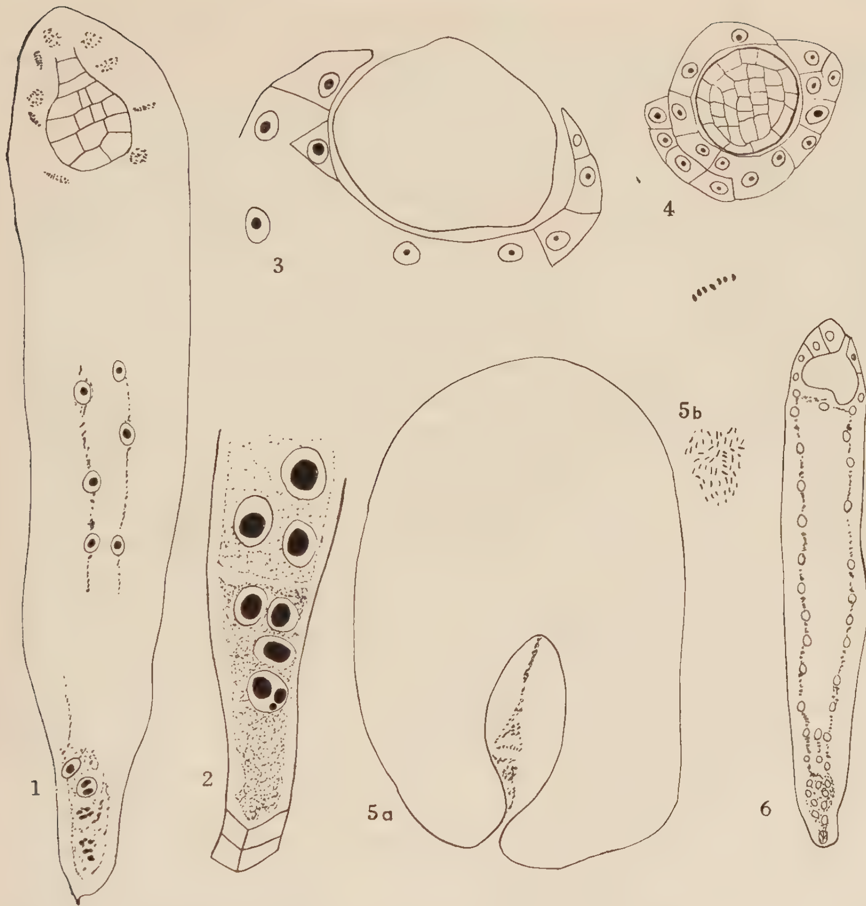
There is no sharp limits between the three parts of the endosperm

as is the case in many *ab initio* cellular endosperms. Nuclei from the middle part contribute to the chalazal as well as to the micropylar endosperm. In older seed with embryo occupying $^2/_3$ of the interior endosperm may still be seen in the two ends of the seed, later it has disappeared.

S. caprea. — During the first week weather conditions had been very bad, open-pollinated capsules showed rather few fertilized ovules, the most advanced had 8 endosperm nuclei, while its embryo consisted of 8 cells. In artificially pollinated catkins most ovules, however, had endosperm and embryo. Common numbers of endosperm nuclei were 16 and 32. In embryosacs with 16 dividing nuclei the most advanced mitotic stages were in the chalaza directed end, the wave of mitosis apparently begins here and proceeds towards the micropylar end of the embryosac. The size of the embryo was rather variable, 9—42 cells, usually 25—39 cells. Sometimes one finds ovules with embryo but lacking endosperm; the undivided central nucleus was close to the embryo. Such ovules were also seen in other investigated *Salix* forms. While ovules with endosperm nuclei rapidly increase in size, remain ovules lacking endosperm unchanged with no mitosis in nucellus or integument. Unfortunately the chromosome number of the embryo in such ovules could not be determined, presumably the embryos are diploid.

After two weeks most embryos had cotyledones. Some very advanced embryos filled half the seed. The endosperm was still developing. In many seeds simultaneous endosperm divisions occurred; in one case their number was about 250, showing the formation of about 500 endosperm nuclei. A rather high percentage seeds with endosperm divisions indicates perhaps a »*seconda primavera*» of the endosperm. As in other *Salix*-forms the endosperm part surrounding the embryo often becomes cellular. It is very poor of cytoplasm. This part of the endosperm had been absorbed in the seeds with the largest embryos. At the chalazal directed part of the seed the cytoplasm of the endosperm is rather dense, containing a somewhat variable number of closely packed nuclei. Also here cellformation may be observed. The lateral parts of the seed has one layer of free endosperm nuclei, they may, however, lie rather close. There is also endosperm between the cotyledones of the embryo: endosperm formed below the embryo has been invaginated by the two cotyledones. One may find endosperm mitosis here (Fig. 5). Mitosis is simultaneous in the whole part of the endosperm having free nuclei.

A number of ovules had only a few endosperm nuclei. Such ovules



Figs. 1—6. Endosperm in *Salix*. — 1—4: 12-hybrid. — 1: Young embryo and endosperm, mitosis in the micropylar directed part of the latter. ×150. — 2: chalazal part of the endosperm shortly after fertilization. ×700. — 3, 4: tissue formation in the micropylar part of the endosperm. ×700. — 5: *S. caprea*, two weeks after pollination, endosperm divisions between the cotyledones of the embryo. ×150. — 5 b: the same more enlarged. × 1000. — 6: *S. cinerea*, two weeks after fertilization, embryo and endosperm. × 50.

show very reduced size; the embryo is small having only 50—100 cells. Also ovules with a central nucleus are still observed. The absence or weakness of endosperm is no doubt detrimental to the development of ovule and embryo. Small, undifferentiated embryos in seeds with little endosperm had often an abnormal position at the lower end of the

micropylar canal. It has been observed that old embryosacs in ovules with delayed fertilization have destroyed the nucellar epidermis. The abnormal position of the resulting embryo leads to abortion, probably owing to defective contact between endosperm and embryo.

After three weeks the embryo of *S. caprea* filled the seed. A small rest of the endosperm may be at the chalazal end of the seed, but there is no endosperm between the main part of the embryo and the testa, as erroneously stated in NETOLITZKY.

S. cinerea. — Ovule and embryosac were larger in this tetraploid species. A somewhat slower seed development than in *caprea* is probable. A fixation made 6 days after pollination showed often 16 endosperm nuclei while the highest number of embryo cells observed was 30. However, the development had partly been under better weather conditions than in *S. caprea* during the first week. In a second *cinerea* fixation one week after pollination showing development under still better weather conditions most ovules had 32 endosperm nuclei; the embryo had here in larger ovules 56—70 cells. Later embryo development becomes more rapid, in ovules fixed 11 days after fertilization one may find embryos with small cotyledones. The endosperm seems, judging from the latter fixation and one made after 14 days to have a smaller number of nuclei than the endosperm of *S. caprea*. Cellformation is perhaps more frequent at least in the chalazal part, but the main part of the *cinerea* endosperm is less developed, the free nuclei lying less closely than in *caprea*.

After three weeks the embryo does not fill the seed though it may occupy $^3/_4$ of the interior. Some endosperm may still be seen below the embryo also in large seeds. Curious are occasional endosperm formations showing a superficial resemblance to young embryos. They are spherical but there are no cell walls between the nuclei. The capsules of *S. cinerea* contain two and three weeks after pollination many bad ovules, that is ovules with a small embryo having only about 50 though more often 100—150 cells. Endosperm was lacking or very weak. Such ovules have reduced size and clearly are aborting though one may long observe occasional mitosis in the embryo. The percentage aborting seeds was much higher than in *S. caprea*.

S. neocinerea. — The seeds had probably in most cases been formed after fertilization with pollen from *S. cinerea,* a shrub of the latter species growing quite close. The young seeds show a certain development of a micropylar and a chalazal endosperm part but on the whole the endosperm seems very meagre. Embryo development seemed more

slow than in *cinerea*. However, the seeds of bursting capsules are completely filled of a fully differentiated embryo; they showed no trace of endosperm.

Conclusions. — The endosperm of *Salix* has no storage function being of ephemeral nature. During the earlier half of seed development it is, however, rather conspicuous and may long show mitotic activity. No doubt the endosperm has certain physiological functions during this period. The formation of growth substances inciting the growth of the fertilized ovules is such a function. When no endosperm is formed ovules remain small. The occurrence of auxins in endosperms has been established in several cases, for instance in rye. A second function of the *Salix* endosperm is probably a certain influence on the development of the embryo. Early some endosperm nuclei are in contact with the embryo and the young embryo is surrounded of endosperm. Young embryos outside the endosperm do not seem to attain the stage of cotyledone formation. A function in supplying the embryosac with nutrients has perhaps the chalazal endosperm assemblage.

No doubt the endosperm of *Salix* is reduced. In the ancesters of the genus must have been forms with endosperms of the more usual angiospermous type. The occurrence of cells in small parts of endosperm indicate reduction from a stage of cell formation in the whole endosperm. Judging from the investigation of NAGARAJ the *Populus* endosperm is less reduced, filling the central vacuole, though it later disappears also here. This is in agreement with the fact pointed out of several authors that the embryology of *Populus* seems more primitive. Among primitive *Populus*-characters enumerated by NAGARAJ may be mentioned two integuments in certain species, a larger parietal tissue and more archesporial cells in the nucellus. Embryologists have therefore concluded that *Populus* is the more primitive, *Salix* the more derived genus. This is also the most common opinion of morphologists. HJELMQUIST (1948) while acknowledging that »in the embryology of *Populus* there are some features that appear more primitive than in *Salix*» considers, however, the latter genus as the older. The reason of this divergent opinion is among other things the more variable and original floral organization of *Salix*. The higher number of stamens, carpels and ovules in *Populus* is secondary (l.c. p. 163).

The family *Salicaceae* has an isolated position in the system. It forms an order *Salicales* whose relations to other angiosperms is unclear. The flower is very simple and ENGLER ranges the order as number 2 in his

system. In view of the reductional traits of the seeds this position seems too low. HJELMQUIST has rather recently discussed its phylogeny. He includes *Salicales* in the order group *Amentiferae* stressing similarities to the order *Juglandales* with the families *Myricaceae* and *Juglandaceae, Amentiferae* he considers to be a primitive group related to the most primitive dicotyle, *Casuarina*. On the other side we have the views of many modern authors that the simplicity of the flower is secondary (BESSEY, HALLIER, HUTCHINSON, GUNDERSEN, LAWRENCE). NAGARAJ who investigated the embryology of *Populus* is convinced of this more high position.

Clearly the embryology of *Salicales* shows certain reductional traits in ovule and endosperm. This reduction seems, however, partly an adaption to the dispersal of the seeds with the wind. The capsule fruit with the often rather numerous small seeds with hairs is an important character of *Salicales*.

In *Betulales, Fagales* and *Juglandales* the fruit has only one large seed lacking endosperm, however. The difference in the fruit has not precluded the common view that *Salicales* is related to *Amentiferae*. Under such circumstances the embryological differences do not seem to prevent the assumption of affinity. The ovule of the family *Fagaceae* has two integuments but the nucellus has already a moderate size, showing a certain reduction. The reduction in *Salicales* is more pronounced.

Literature.

CHAMBERLAIN, J. C. 1897. Contribution to the life history of *Salix*. — Bot. Gaz. 23.

GRAF, J. 1921. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Populus*. — Beih. bot. Centralbl., 38.

HAGERUP, O. 1938. The gynaeceum of *Salix cinerea*. — K. Dansk. Vid. Selsk. Biol. Meddelelser 14.

HÅKANSSON, A. 1929. Die Chromosomen in der Kreuzung *Salix viminalis* × *caprea* von HERIBERT NILSSON. — Hereditas 13.

MAKESHWARI, P. and ROY, S. K. 1951. The embryosac of *Salix*. — Phytomorphology 1.

NAGARAJ, M. 1952. Floral morphology of *Populus deltoides* and *P. tremuloides*. — Bot. Gaz. 114.

NETOLITZSKY, F. 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen. — LINSBAUER Handb. d. Pflanzenanatomie X, Berlin.

Litteratur.

Burgeff, H.: Samenkeimung und Kultur europäischer Erdorchideen, nebst Versuchen zu ihrer Verbreitung. — G. Fischer Verlag, Stuttgart. 1954. 48 sid. Pris 4 DM.

Denna lilla bok ger en intressant exposé över en undersökning, som igångsattes för att lösa ett praktiskt problem, och skildrar det arbete, som nedlagts av några tyska forskare på odling av europeiska jordorkideer. Undersökningen kom till stånd på amerikanskt initiativ och planlades redan 1934. U.S.A. hade då ett stort behov av salepsrot, ty salepsdekokt utgjorde det dåvarande viktigaste läkemedlet mot Cholera Infantum. Då de naturliga förekomsterna av orkideer naturligtvis ej kunde räcka till, gällde det att försöka med odling i stor skala. I boken behandlas undersökningar från 1935 och fram till 1953, således under en lång följd av år. Krigsåren störde arbetet avsevärt, bl.a. genom byte av forskare och vidare förstördes en stor del av observationsresultaten vid ett bombanfall mot Botaniska institutionen i Würzburg. Liksom annorstädes hade man i Tyskland lagt märke till att orkideerna i naturen snabbt minskade i antal och att det fungerande naturskyddet var fullständigt ineffektivt i detta hänsende. Ett av undersökningsproblemen var därför att söka ta reda på om det fanns möjlighet att genom odling öka bestånden i naturen. Boken omfattar i stort två avsnitt, varav det första behandlar laboratorieförsök och den andra delen fältförsök. Den första delen, som gjordes i slutet på 30- och början på 40-talet, är naturligtvis delvis redan föråldrad, och författaren har ej berört de resultat man erhållit i U.S.A. vid laboratorieodling av orkideer. Men den ger en ingående beskrivning av metodik och ger en tydlig bild av de stora svårigheter, som äro förbundna med odling av denna typ av orkideer. Försöken gåvo emellertid vid handen, att det fanns stora möjligheter att med gott resultat dra upp jordorkideer ur frön och sedan odla dem i växthus. Det var emellertid stora risker för felslag och odlingsproblemet hade sålunda ej lösts till grunden. Särskilt stor omsorg fordrar arbetet med symbiossvampen. Den andra delen av boken visar hur svårt det är att tillfredsställande utföra fältförsök i större skala, så att signifikanta resultat kunna erhållas. Ofta kan ett år med olämpliga klimatiska förhållanden medföra att plantorna dö ut. Fältförsöken utfördes i olika typer av vegetation och ge vid handen, att det är mycket svårt att få de utplanterade orkideerna att trivas. I allmänhet hade samtliga exemplar dött ut vid försökstidens slut, d.v.s. efter något mer än 10 år. Orsakerna härtill hade ej utretts tillfredsställande. Över-

huvud har författaren tagit mycket lätt på den fysiologiska sidan av problemet, och han kommer ofta med rena antaganden angående orsaken till orkideernas försvinnande. Författaren lyckas ej lösa problemet att odla orkideer i stor skala för framställning av salepsdrog. Till de i mångt och mycket negativa resultaten bidrager säkerligen förhållandet, att undersökningen verkställdes under delvis mycket besvärliga omständigheter.

ARTUR ALMESTRAND.

OTTO PESTA: Berggewässer. Naturkundliche Wanderungen zur Untersuchung ostalpiner Tümpel und Seen im Hochgebirge. Wissenschaftliche Alpenvereinshefte. Heft 14. Universitätsverlag Wagner. Innsbruck. 1953. 46 sid.

Bokens syfte är att stimulera alpvandrarna till undersökningar av de vackra små alpsjöar de träffa på. I slutet uppräknas ett antal apparater och insamlingsutensilier, som äro nödvändiga redskap för kemisk-fysikaliska och biologiska studier. En beskrivning ges av olika miljöfaktorer, som förläna sjöarna här en annan typ än låglandssjöarna, t.ex. de extrema temperaturförhållandena, vilka endast tillåta en månadslång sommartid. Förf. skiljer noga mellan sjöar och »Tümpeln», de senare i allmänhet mindre och grundare. Karakteristiska växt- och djurarter omnämnas, varvid huvudvikten till synes lagts på de senare, som illustreras med ett antal figurer. Förf. konstaterar, att de flesta organismerna äro ubikvister utan specifika miljökrav. Han pekar även på ett område, som hittills icke varit föremål för studier, nämligen bakterielivet, vilket väl för övrigt i lika hög grad gäller alla andra sjöar.

Förf. skriver lättfattligt och utan tyngande termer och kan säkerligen vänta sig en stor läsekrets bland alpbitna amatörer.

ASTA ALMESTRAND.

WALTER BAUMEISTER: Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. — Fischer, Stuttgart 1954. 176 sid. Pris 18: 90 kr.

Förlaget har i år utgett en ny upplaga av BAUMEISTER's lilla men starkt koncentrerade och innehållsrika arbete om växtens mineralnäringsämnen. Det behandlar ämnenas förekomst i marken, upptagning samt biokemiska och praktiska betydelse. För vart ämne ges en kort litteraturöversikt och i sin helhet är boken mycket väl planerad och klart och redigt skriven. Uppdelningen av mineralämnena i »element med ionverkningen», »spårelement» och »element med okänd verkan» är naturligtvis som alla sådana klassificeringar artificiell och dömd att misslyckas. Denna anmärkning väger dock lätt. Det märkliga är att boken tryckts om oförändrad, så att den står kvar på 1951 års ståndpunkt. Framstegen sedan dess äro dock så markanta, t.ex. beträffande betydelsen av Mo och Co, att en bearbetning hade varit påkallad. Boken fyller otvivelaktigt ett behov som bekväm uppslagsbok, särskilt för den som icke är fackman, och vore fullt användbar även som lärobok på högre stadium. Man får därför hoppas att förlaget låter nybearbeta nästa upplaga; något större hänsyn bör då också tagas till den engelskspråkiga litteraturen.

HANS BURSTRÖM.

Max Koernicke: (E. Strasburger), Das kleine botanische Praktikum für Anfänger. — 14:e upplagan. Fischer, Stuttgart 1954. 248 sid. Pris 14 DM.

De identiska 13:e och 14:e upplagorna av detta klassiska verk ha följt tätt på varandra, ett tydligt bevis på att detta fortfarande är den nära nog enda praktiska handledning som finns i växtanatomi. Förändringarna mot föregående upplagor äro obetydliga. — Innehållet i boken kan delas upp i två från varandra skilda och egentligen oberoende moment. Det ena är de praktiska anvisningarna för framställning och undersökning av mikroskopiska växtpreparat av alla slag. I fråga om detaljrikedom och erfarenhet bakom uppgifterna är denna del oöverträffad. Detta är väl också bokens huvudtema. — Det andra är det anatomiska kunskapsstoff som är inflätat i de tekniska skildringarna; då det gäller kormofyter står det tyvärr inte på samma nivå utan är egentligen en upprepning av adertonhundratalets synpunkter på växtanatomin. Detta visar sig både i terminologi, begreppsbildning och val av material. Det är skada att bearbetaren icke moderniserar boken i detta avseende. Det kan inte hjälpas, att det trots det stora tekniska värdet av boken gör ett förlegat intryck att se xylem på en och samma rad kallat ved, xylem, kärldel, vasaldel och hadrom utan hänsyn till innebörden av begreppen, finna silceller sammanblandade med silrör, samt *Aristolochia* anförd som typ för en dikotyledonstam. En påtaglig brist är fortfarande att en skildring av typmaterial med sekundär rottillväxt saknas.

Denna kritik riktar sig naturligtvis ej mot de kapitel som behandla tallofyter, och som teknisk vägledning bibehåller boken sitt värde.

Hans Burström.

B. S. Meyer och D. B. Anderson: Plant Physiology, 2:a uppl. van Nostrand, New York 1954. 784 sid. Pris 47: 60 kr.

Första upplagan av denna lärobok utkom 1939 och är därför sedan länge föråldrad. Man hälsar därför med verklig tillfredsställelse icke bara att en ny upplaga utgivits utan också att förff. inte skytt någon möda att revidera och modernisera boken. Förändringarna mot förra upplagan är avsevärda. Kapitlen om vattenbalans, vilket är förff:s eget forskningsområde, har skurits ner starkt, och är nu bättre balanserade mot de övriga avsnitten, de inledande kolloidkemiska kapitlen ha också begränsats eller uteslutits. I stället har ett nytt kapitel »Enzymes» införts och hela ämnesomsättningsfysiologin omredigerats. Särskilt kapitlet om fotosyntes har utökats. Detsamma gäller avsnitten om tillväxt, som vidgats från c:a 130 till 200 sidor. Avvägningen mellan de olika delarna av fysiologin är mycket bättre än i första upplagan, och förff. är värda en eloge för det resoluta sätt på vilket de redigerat om sitt verk. Två allmänna anmärkningar kan man dock rikta mot denna bok, liksom mot alla amerikanska läroböcker: retningsfysiologin är behandlad styvmoderligt och endast som ett bihang till auxinläran, och den europeiska litteraturen borde ha beaktats bättre. I båda avseendena är dock denna bok vida bättre än andra amerikanska och är utan tvivel en av de bästa allmänna läroböcker i växtfysiologi som finns för närvarande.

Hans Burström.

Growth and differentiation in plants. Red. av WALTER E. LOOMIS. — The Iowa State College Press, Ames, Iowa 1953. — X+458 sid. Pris 7: 50 doll.

Tillväxtfenomenen — uppbyggandet av nytt organiskt material inordnat i en levande struktur — intar en central ställning inom biologin. De utgör inte bara en angelägenhet för fysiologerna utan berör även morfologi, anatomi, embryologi, genetik m.fl. vetenskapsgrenar, för att inte tala om den betydelse de har ur agrikulturell synpunkt. Det är alltså ett vidsträckt ämne av stort allmänt intresse, som föreliggande bok behandlar. Den ingår i den serie monografier över växtfysiologiska ämnen, som utgives av »American Society of Physiologists».

Innehållet utgöres av aderton uppsatser, de flesta författade av amerikanska forskare. Vid urvalet av bidragen har begreppet tillväxt getts en rätt vid tolkning. Sålunda förekommer en utförlig framställning av hela problemkomplexet heterosis, vilken huvudsakligen håller sig på det genetiska planet, vidare uppsatser om fotoperiodiska reaktioner och vernalisering. En lång uppsats om elektriska potentialer hos växter förefaller att ha rätt lös anknytning till det i bokens titel angivna ämnet. I ett inledningskapitel ger redaktören en översikt över det komplicerade område boken behandlar och på samma gång en sammanfattning av innehållet i de följande uppsatserna. Detta är ett lyckat grepp: det hjälper läsaren att hitta den röda tråden i verket, och det ger red. en väl utnyttjad möjlighet att komplettera och sammanfoga det tämligen heterogena materialet i de övriga uppsatserna. Ett par av kapitlen utgöras av primärmaterial från undersökningar över tillväxten hos majsrötter resp. sträckningstillväxten hos bomullsfibrer. Det hade varit lyckligare, om de ersatts med en mera allmän diskussion av de fysiologiska aspekterna av meristematisk tillväxt och sträckningstillväxt, ett aktuellt område där en mera allsidig belysning saknas i boken.

Även i övrigt är boken tämligen ojämn, t.ex. beträffande de olika författarnas sätt att lägga upp sitt ämne och förmåga att göra en både inträngande och intressant analys av problemen. Somliga nöjer sig med att utan djupare eget engagemang behandla litteraturen på området, medan andra visar prov på en mera självständig behandling av själva ämnet. Det senare sättet är avgjort det mest givande och passar bäst i en bok av denna typ, vars syfte är att ge en mera allmän belysning av problemen. En uppsats, som behandlar vad som väl måste anses vara det centrala i diskussionen om tillväxt och differentiering, nämligen den levande protoplasman, kan anföras som exempel på den förra typen. »Structure and Synthesis of Protoplasm» är titeln och författare är H. S. MCKEE, Sydney. Uppsatsen är späckad med fakta, och på 30 sidor hinner förf. med att ge över 300 litteraturhänvisningar. Den har naturligtvis åtskilligt att ge i fråga om forskningsresultaten på området, men man saknar onekligen en mera resonerande framställning om protoplasmans funktion, när det gäller cellens tillväxt och utformning. En kort översikt av morfogenetiska fenomen och faktorer av E. SINNOTT representerar i viss mån den motsatta ytterligheten — inte en enda litteraturhänvisning. Men den ger ett klart intryck av hur utomordentligt sammansatta de företeelser är, som ligger bakom organismens utveckling av en bestämd form eller struktur. Redaktören själv har skrivit en intressant redogörelse för »Growth Correlation». En annan uppsats, som bör nämnas för sitt intresseväckande framställ-

ningssätt, är en, som handlar om »Dormancy» — viloperioder — av N. C. Thornton. En uppsats mot slutet av boken om patologisk tillväxt av A. J. Riker och A. C. Hildebrandt utmärker sig också genom en personlig stil. Den är mycket innehållsrik och mängder av forskningsresultat refereras, men författarnas förmåga att plocka in sina egna synpunkter på problemen gör det hela levande. De kan lätta upp framställningen med en sådan passus som: At least once a year a colleague appears with a new issue of a learned journal and says, »Well, I see the crown gall problem has been solved!» We reply, »What, again?» — Detta ger ett karakteristiskt drag, som gäller inte bara gallforskning utan många andra grenar av biologisk forskning. Forskaren frestas att ur sitt ofta mycket speciella material dra långtgående slutsatser, vilka lätt ger intrycket, att problemet nu är löst.

Växternas tillväxtfysiologi har under de senaste decennierna i allt högre grad blivit liktydigt med hormonfysiologi, och diskussioner av auxinet och dess inverkan på snart sagt alla fenomen, som står i samband med tillväxten, kommer igen i de flesta kapitlen. En uppsats författad av S. Gordon är ägnad åt en mera direkt översikt av hormonfysiologin. I denna behandlas teorierna om tillväxthormonernas natur, bildningssätt och verkningsmekanism. Den slutsats författaren komer till är, att den biokemiska mekanism, varigenom auxinet ingriper i cellförloppen, fortfarande är höljd i dunkel trots allt det arbete, som lagts ned på att klara upp problemet.

En uppsats om »Cellular Differentiation» av B. Commoner och M. Zucker innehåller en strikt analys av hithörande biologiska problem och en grundlig genomgång av de möjligheter, som erbjuder sig att experimentellt studera differentieringsförloppen på det cellulära planet. Tyvärr skrevs uppsatsen redan 1950, varför den senare delen hunnit förlora mycket av sin aktualitet till följd av den snabba utvecklingen på det cytokemiska området. Katherine Esau, ledande amerikansk växtanatom, ger en koncis och överskådlig framställning av den moderna uppfattningen om hur vävnaderna hos stam och rot differentieras ur de apikala meristemen. I övrigt förekommer uppsatser om den matematiska behandlingen av olika typer av tillväxt och om heterotrof tillväxt hos växter.

Som en sammanfattning kan sägas, att boken innehåller mycket vetande och ger många intressanta synpunkter på centrala biologiska problem. Den ger en god bild av den botaniska tillväxtforskningens nuvarande läge och utgör en värdefull tillgång för forskare inom de områden den har anknytning till och bör även kunna tillfredsställa andra, som har ett mera allmänt intresse för botanisk forskning.

Lennart Eliasson.

Walter W. Kreuger: Principles of Microbiology. W. B. Saunders Company, Philadelphia & London. 1953. — XXIII+648 sid., 143 ill. — Pris 5: 50 doll.

Det föreliggande arbetet är ämnat att vara grund för en nybörjarkurs i mikrobiologi för »college students» och som sådan spänna över hela det område, där mikroorganismer utöva sin verksamhet, utan att dock lägga särskild vikt vid någon speciell gren av ämnet. Av bokens c:a 650 sidor ägnas ungefär

hälften fundamentella frågor, nödvändiga för den, som vill få en inblick i mikrobiologi, medan andra hälften utgöres av den praktiska tillämpningen — en beskrivning av alla de processer i det praktiska livet, där mikroorganismer på ett eller annat sätt gripa in. Överhuvud lägger man märke till författarens strävan att visa den nära kontakten mellan den mikrobiologiska vetenskapen och det praktiska livet. Detta gör, att boken utomordentligt väl lämpar sig för den, som vill få en allmän inblick i mikroorganismernas värld, medan en mera vetenskapligt inriktad läsare måhända skulle önskat sig litet större utrymme för såväl den teori, som ligger bakom dessa tillämpningar, som den teknik, som är oumbärlig för den, som vill arbeta på området.

Arbetet inledes dels med en historisk översikt av mikrobiologien från Leeuwenhoek's till våra dagar, dels med en genomgång av protoplasmans uppbyggnad och betydelse hos mikroorganismerna, enligt författarens förord avsedd för den, som ej tidigare sysslat med biologi överhuvud. — Härefter följer en genomgång av de grupper av organismer, som konstituerar »the microscopic world»: bakterier, svampar, protozoer, rickettsior och virus. Bakterierna uppta här givetvis största utrymmet. Bakteriecellens byggnad ägnas stort intresse, och bl.a. frågan om bakteriernas kärna diskuteras med moderna rön som bakgrund. Framställningen beledsagas av en mängd fotografiska upptagningar, som äro mycket upplysande. Bakteriernas systematiska ställning diskuteras, och ett större antal teoretiskt eller praktiskt viktiga bakterier, inordnade i släkten och familjer, namnges och beskrives. — Den följande genomgången av mikroskopiska svampar är mindre uttömmande, och bildmaterialet är betydligt magrare, vilket också gäller för protozoerna. Rickettsior och virus ha fått sin berättigade plats, storleksordningen belyses genom jämförelse med övriga mikroorganismer och ett flertal elektronmikroskopiska bilder fullständigar framställningen.

Efter denna systematiska genomgång av mikroorganismerna övergår förf. till mikroorganismernas fysiologi. Att på 50 sidor belysa rollen av enzymer, näring och metabolism, yttre faktorers inverkan samt ärftlighets- och variationsförhållanden torde inte vara en lätt uppgift, i synnerhet som framställningen samtidigt skall göras elementär. Här har också populariseringen stundom resulterat i oklarhet. Detta gäller ett flertal kemiska grundläggande begrepp. Sålunda är pH-frågan dunkelt behandlad, med påföljd att även t.ex. begreppet buffert blir oklart. — För en mera praktiskt inriktad läsare ges här emellertid ideligen exempel på tillämpningen av teorien. Vid behandlingen av temperaturförhållandena hos mikroorganismer t.ex. överföres uppmärksamheten till verkan av pastörisering av mjölk, konservering av födoämnen och frystorkning av bakterier, medan i osmoskapitlet intresset överföres till konservering medelst höga koncentrationer av socker och salt.

Mikrobiologisk teknik behandlas i ett av arbetets större delar. Man finner här en genomgång av vanliga medier för odling och differentiering av mikroorganismer, spridningsmetoder, en mycket utförlig beskrivning av mikroskop och deras fysikaliska bakgrund, inklusive faskontrast- och elektronmikroskopen, ävensom olika färgningsförfaranden. Olika steriliseringsmetoder, fysikaliska och kemiska, ägnas ett kapitel och antibiotika ett. — Möjligen skulle den praktiskt arbetande nybörjarmikrobiologen önska sig en något utförligare beskrivning av exempelvis metoder för ympning och mätning av tillväxt.

Ett kapitel om mikroorganismer i jord och deras verksamhet bildar övergången till bokens mera praktiska del. Kolets, kvävets och svavlets kretslopp i naturen belyses bl.a. schematiskt, vilket kan vara till stor hjälp för läsaren, men riktigheten av den del av kvävecykeln, som vill åskådliggöra denitrifikationen, är i den föreliggande formen tvivelaktig (s. 320). Likaså är det förlopp, som försiggår vid svavelbakteriers oxidation av svavelväte, ytterst förbryllande beskrivet (s. 321—322).

Man får sedan följa författarens beskrivning av det industriella utnyttjandet av mikroorganismer vid framställningen av alkoholika, jäst, org. syror, aceton och andra produkter. Födoämnen av olika slag, från ost till sauerkraut, analyseras ingående. Knappast någon produkt torde här vara överhoppad. — En analys av avloppsvatten och behandling av sådant samt mikrofloran hos vatten i övrigt och dettas rening ägnas var sitt kapitel. — Efter en skildring av mikroorganismer i mjölk och analysmetoder för mjölk avslutas denna del av boken med ett kapitel om matförgiftning.

Den allmänt intresserade läsaren finner i arbetets två sista delar svar på många frågor av vital betydelse i praktiska livet. Det torde inte finnas många infektionssjukdomar, som här ej omnämnes och vilkas upphovsorganism ej nämnes och beskrives, de må utgöras av bakterier, svampar, protozoer, rickettsior eller virus. Av särskilt stort värde för förståelsen av profylax och terapi vid dessa infektioner är härvidlag kapitlet om immunitet och immunisering.

Ett i förhållande till bokens övriga omfång mycket kortfattat kapitel om växtsjukdomar orsakade av mikroorganismer avslutar arbetet.

Till varje kapitel har förf. fogat ett antal frågor på innehållet i kapitlet, avsedda som hjälp vid kurshandledning. Likaledes åtföljes varje kapitel av en lista med handböcker, tyvärr enbart engelskspråkiga, för fördjupade studier i ämnet.

Tryckfel (?) av det mera allvarliga slaget föreligga på sid. 107 (avsnittet Nitrobacteriaceae) och sid. 187 (näst sista stycket, fjärde raden), där nitrat i båda fallen rimligtvis bör ersättas med nitrit.

Genom sin breda uppläggning och genom den utförlighet, varmed i synnerhet alldagliga företeelser beskrives, är Kreugers bok mycket lättläst och lämplig för den, som vill skaffa sig en allmän översikt över ämnet. Författarens avsikt att för läsaren betona den roll mikroorganismerna spela i naturen och i vårt dagliga liv, praktiskt och ekonomiskt, har förvisso lyckats.

Birgit Nordbring-Hertz.

Die Evolution der Organismen herausgegeben von G. Heberer. 2. erweiterte Auflage. Lief. I. Grundlagen und Methoden. S. 1—172. Subskriptionspris DM 12:10. — Lief. II. Die Geschichte der Organismen. S. 173—422. Subskr.pris DM 17: 70. — Gustaf Fischer Verlag, Stuttgart.

Högproduktionen av större arbeten i evolutionslära har fortsatt. I Förenta Staterna har G. G. Simpson publicerat »The major features of evolution» i vilken material från hans tidigare viktiga bok »Tempo and mode in evolution» ingår. I Storbritannien har utkommit två samlingsverk. Det ena »Evolution» innehåller ett 30-tal föredrag hållna vid ett symposium i Cambridge

anordnat av »The society of experimental biology». En trevlig resumé av J. B. S. HALDANE inleder boken. En utmärkt recension av den finner man i ett av de sista häftena av tidskriften Evolution. Under titeln »Evolution as a process» har ett 20-tal kända zoologer med JULIAN HUXLEY i spetsen publicerat uppsatser med ofta mycket trevligt innehåll. CARTER's »Animal evolution» ligger en smula längre tillbaka i tiden (1951). I Sverige har utkommit det till sidantalet största verket, HERIBERT NILSSON's »Synthetische Artbildung». Detta har dock en alltigenom anti-evolutionär karaktär. I Tyskland har utkommit bl.a. REMANE's »Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichende Anatomie und der Phylogenetik», en ny upplaga av RENSCH »Neuere Probleme der Abstammungslehre», ZIMMERMANN's »Evolution» samt det här recenserade arbetet.

Första upplagan kom ut 1943, alltså mitt under kriget, vilket troligen är orsaken till att det värdefulla verket utanför Tyskland förefaller vara relativt okänt, i varje fall ser man det sällan citerat i anglosachsisk litteratur. Det består av ett 20-tal självständiga uppsatser, var och en åtföljd av en litteraturförteckning. Författarna äro alla framstående, ofta intressanta forskare. Olika aspekter av evolutionen belysas, så att verket mer eller mindre framstår som en handbok i evolutionslära. Den nya upplagan är tryckt på utmärkt papper och har goda illustrationer. Med hänsyn till utstyrseln och det stora formatet (stor oktav), är priset moderat.

Lieferung I inledes av »Die philosophische Begründung der Deszensenztheorie» av professor DINGLER, troligen en kär läsning för tyskar. Det största avsnittet är WALTER ZIMMERMANN's »Die Methoden der Phylogenetik». Här finnes mycket av intresse och många värdefulla synpunkter, men framställningen är kanske något svårläst, bl.a. beroende på en formlig hierarki av rubriker och underrubriker. En resumé av evolutionsmetodernas historia som utförligt behandlats i ett större nyutkommet arbete finnes här. Ett intressant zoologiskt problem behandlar RENSCH i »Die phylogenetische Abwandlung der Ontogenese». Här diskuteras bl.a. fylogenetisk neotäni, d.v.s. att djur med helt ny organisation kan uppkomma genom att den ontogenetiska utvecklingen avstannar på larvstadiet då könsmognad inträder (av förf. ej använt exempel, lansettfisk ur tunikat-larv). Det sista avsnittet »Psychologie und Stammesgeschichte» är skrivet av den nu världskände KONRAD LORENZ. Han har gjort banbrytande undersökningar över fiskars och fåglars etologi men ger sig här även i kast med svårare problem i kapitlet »Von den Voraussetzungen der Menschwerdung» med sina tre underrubriker »Die zentrale Repräsentanz des Raumes und die Greifhand», »Die Spezialisation auf Nicht-Spezialisiert-Sein und die Neugier» och »Die Domestikation und die Weltoffenheit». Parentetiskt må anmärkas, att i »Evolution as a process» ett mera begränsat hithörande problem behandlas av TINBERGEN under rubriken »The origin and evolution of courtship and threat display».

Lieferung II som behandlar organismernas historia inledes av en uppsats över den absoluta kronologin av LUDWIG RÜGER, varpå följer ett större paleontologiskt bidrag av WEIGELT »Die Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung». Det är rent zoologiskt men förhållandevis utförligt och även för en botanist erbjuder det en intressant och trevlig lektyr. Ett nytt avsnitt är FRIEDRICH-FREDGAS »Die stammesgeschichtliche Stellung der Virus-

Arten und das Problem der Urzeugung». Av en framstående fackman får vi här en utmärkt framställning av virusforskningens resultat. Förf. har ej kunnat citera från volymen om virus i Cold Spring Harbor »Symposia on quantitative biology», tydligen kom den ut alltför sent, men många andra skrifter från 1953 äro med, så refereras WATSON och CRICK's uppfattning av molekylstrukturen hos DNA (desoxiribosnukleinsyra). Nyare teorier över livets uppkomst refereras. De två sista avsnitten över växternas och djurens historia äro mycket koncentrerade vilket ju är oundvikligt om förf. skall behandla alla viktigare grupper. Om växterna skriver KARL MÄGDEFRAU. Han blev ju mycket känd genom sin utmärkta »Paläobiologie der Pflanzen» men framställningen här är ej lika bra. Den är mycket lättläst, har väl valda figurer men gör intryck av att vara en aning för ytlig. M. menar att angiospermerna icke är en enhetlig grupp. Som bekant har många forskare ansett *Polycarpicae* vara de äldsta angiospermerna medan andra betonat monochlamydéernas primitivitet. Men fråga är om denna stridsfråga löses genom att ge båda parterna rätt. M. förfäktar att en del av angiospermerna härstamma från koniferema via *Casuarina,* en annan del från Cycadofyter ev. genom *Caytoniales.* I det avbildade stamträdet komma de båda angiospermgrupperna synnerligen långt från varandra; de avsluta två olika huvudgrenar som skiljas åt redan nära tidig devon. Det verkar egendomligt. Det kan tydligen ej ofta nog betonas, att förekomsten av åttakärnig embryosäck av karakteristiskt utseende och av dubbelbefruktning inom alla större angiospermgrupper talar starkt emot en polyfyletisk härstamning. Djurens historia har A. REMANE skildrat. Det väldiga materialet synes han ha behandlat mycket skickligt, och han har givit en även för en icke-fackman läsbar framställning.

Den nya upplagan är ännu icke färdig, ytterligare två eller tre Lieferungen bebådas. Bl.a. skall genetik och evolutionsforskning hos växter och djur, kulturväxternas uppkomst, domestikation och hominidernas fylogeni behandlas. Det är fråga om ett mycket värdefullt arbete, som i den nya upplagan bringats fullt up-to-date och kan rekommenderas åt alla biologer.

ARTUR HÅKANSSON.

Notiser.

Doktorsdisputation. Agron. lic. CARL GUSTAF VON HOFSTEN försvarade tisdagen den 25 maj 1954 i Ultuna en gradualavhandling med titeln: »Studier över släktet *Taraxacum* WIGG. med särskild hänvisning till gruppen *Vulgaria* DT i Skandinavien».

Lunds Botaniska Förenings stipendier. Lunds Botaniska Förening har ur SVANTE MURBECKS fond utdelat ett stipendium å 180 kr. till fil. kand. KERSTIN LEXANDER för inköp av enzympreparat för undersökning av rotpigment hos vete och ur Jubileumsfonden ett stipendium å 150 kr. till fil. stud. KARIN HOLMQUIST som bidrag till växtgeografiska fältarbeten inom Ravlundaområdet.

Forskningsanslag. Statens naturvetenskapliga forskningsråd har utdelat bl.a. följande anslag: till fil. lic. K. ASCHAN 3.300 kr. för genetiska och fysiologiska studier av hattsvampen *Collybia velutipes,* till prof. H. BURSTRÖM 12.000 kr. för arbeten över tillväxtens mekanism, till prof. G. E. DU RIETZ 2.500 kr. för botanisk fältforskning i Frankrike och England rörande artdifferentieringen inom *Euphrasia,* havsstrandklippornas lav- och algbälten samt myrarnas ekologi, till prof. F. FAGERLIND 12.000 kr. för undersökning över kärlväxternas fundamentala byggnad, kompatibilitetsundersökningar med ympat och sugkraftsmodifierat material samt morfologiska och embryologiska studier inom vissa tropiska växtgrupper, till prof. R. FLORIN och docent C. HARLING 9.152 kr. för forskning vid Bergianska institutionen, till agr. dr. L. FREDRIKSSON 8.900 kr. för inköp av apparatur för automatisk mätning och registrering av några olika växters fosfatupptagande, till docent T. HEMBERG 6.150 kr. för undersökningar av balansen mellan fritt och bundet auxin och andra auxinförstadier hos groende frön och rotande sticklingar samt av de enzymer som reglerar denna balans, till fil. lic. H. HORN AF RANTZIEN 6.000 kr. för undersökningar över fossila charofyter, till institutionen för systematisk botanik, Lund, 7.200 kr. för embryologiska, cytologiska och morfologiska arbeten, till kommittéen för palynologi, Bromma, 38.000 kr. för palynologisk forskning, till docent B. LINDBERG 6.600 kr. för undersökning av kolhydrater i lavar och alger, till fil. lic. B. LÖVKVIST 9.600 kr. för morfologiskt-taxonomisk undersökning över *Cardamine pratensis*-komplexet baserad på erhållna cytogenetiska och biosystematiska resultat, till prof. E. MELIN och docent N. FRIES 7.000 kr. för undersökning över tillväxt och metabolism hos svampar i kontinuerlig vätskekultur, till laborator T. NILSSON 3.600 kr. för pollenanalytisk bearbetning av provserier från Ageröds mosse, till docent B. NORKRANS 3.300 kr. för studier över frågor förbundna med cellulosans och licheninets enzymatiska nedbrytning, till laborator A. NYGREN 7.200 kr. för undersökningar inom släktena *Calamagrostis* och *Poa,* till fru E. NYHOLM 10.656 kr. för arbete med »Illustrated Moss Flora Fennoscandinavia», del II, till fil. lic. H. RUNEMARK 9.000 kr. för undersökningar av cellulosabildningen hos vissa slemsvampar, till prof. M. G. STÅLFELT 7.200 kr. för undersökning av ljusets inverkan på protoplasmans viskositet hos landväxterna, till växtbiologiska laboratoriet, Lund, 9.850 kr. för studier över den naturliga vegetationens beroende av sitt substrat.

Manuskript, skrivet på **främmande språk**, skall vara granskat av sakkunnig språkman, varom meddelande göres till redaktören.

Korrigeringskostnader, som överskrida 10 % av sättningskostnaden, betalas av författaren.

Författaren erhåller 100 separat (utan omslag) avgiftsfritt; separat därutöver samt ev. omslag betalas av författaren; av kortare meddelanden lämnas separat endast efter särskild överenskommelse.

Instructions for Contributors to Botaniska Notiser.

Treatises should not exceed 3 printed sheets (48 pages); when larger the Committee of the Society will decide upon their acceptance.

The following rules as to the typography are recommended:

1. Personal names in the text (as well as names of authors) are printed in SMALL CAPITALS and should be underlined with a double line in the manuscript.
2. Latin plant names and such parts as should be specially emphasized are printed in *italics* and should be underlined with a single line in the manuscript.

Explications of figures and **list of literature** should be written on separate sheets annexed to the manuscript. **Notes** should be avoided.

The author will have to bear the expenses for corrections exceeding 10 % of the type setting costs.

The author will receive 100 reprints (exclusive of covers) free of cost; reprints exceeding this number as well as covers are payed by the author.

Exchange of Botaniska Notiser may in certain cases be arranged with foreign institutions. Applications and exchange publications should be adressed to the *University Library, Lund, Sweden.*

BOTANISKA NOTISER, SUPPLEMENT.

Three volumes have been published (see Botaniska Notiser 1954, Häfte 1, cover page 3).

OPERA BOTANICA.

Opera Botanica is a separate Journal, replacing »Botaniska Notiser, Supplement» and published by the Botanical Society of Lund. The series comprises larger treatises, published at indeterminate times; two or three treatises form a volume of about 400 pages. On direct application to the Botanical Society, the subscription fee is for members 15 Sw. kr., for non-members 20 Sw. kr. a volume.

Vol. 1: 1. N. HYLANDER, I. JØRSTAD et J. A. NANNFELDT: Enumeratio Uredinearum Scandinavicarum. 1953. 102 p.

1: 2. H. HORN AF RANTZIEN: Middle Triassic Charophyta of South Sweden. 1954. 83 p.

INNEHÅLLSFÖRTECKNING.

Utgivet den 20 september 1954

LUND 1954
CARL BLOMS BOKTRYCKERI A.-B.